

台灣二〇〇五年國際科學展覽會

科 別：動物學

作品名稱：**New Evidences of Behavioral Mechanism for
Discrimination and Orientation of the Orb-web
Spider, *Nepila pilipes*.**

得獎獎項：大會獎第一名

候補作品：美國第 56 屆國際科技展覽會

學 校：臺北市立建國高級中學

國立臺灣師範大學附屬高級中學

作 者：趙贊新、趙依祈

評語與建議事項：

- 1.能結合物理、數學、及生物之方法，並進行詳盡的研究分析。
- 2.能提出新穎的變因解釋生物行爲的變化
- 3.能用流暢中、英文解說研究過程及結果。

作者簡介

趙贊新

我從小愛好思考問題，並且以自己能找到答案為樂；

喜歡有創意的事物，不喜歡思維受拘束，所以，完成科研的作品雖然艱辛，我仍樂意每年接受挑戰，努力找問題，解決問題，整理答案，並完美的呈現作品，這成了我獨一無二的嗜好。



趙依祈

成長過程中，有記憶以來，最感快樂的事莫過於跟爸媽一起到野外，看看花草，看看不知名的小動物，跳的爬的飛的游的，都能叫我興奮不已。國中以後，在課本上，圖書館的書裏，發覺有許多關於他們的奧秘，是我眼睛無法觀察到的，於是我更喜歡查資料作實驗，更有深度的研究認識他們。



摘要

由於結網性蜘蛛視覺不靈敏，如何在網上藉振動進行獵捕，這是長久以來頗令科學家困惑的難題，當周遭環境各種振源觸網時，首先會產生不同振盪，蜘蛛是否藉由這些振盪得知獵物資訊？如何迅速準確的定位？又有那些決策條件影響蜘蛛的捕獵行為？更特別的，為何蜘蛛在捕獵過程中會“扯網”？本研究以台灣最大型結網性蜘蛛—人面蜘蛛為研究對象，並設計出一套非接觸式的測量方法，就上述謎題作深入的探討後，成功的解開人面蜘蛛的捕獵機制。簡單來說，其機制分為兩大系統：(1)當獵物擾動不明顯，人面蜘蛛會立即扯網，藉有無產生阻尼振盪，以判斷有無獵物存在；在阻尼振盪產生時，蜘蛛將感知其中具有最大阻尼振盪之放射絲為獵物所在方向，而振盪週期長短，係蜘蛛用以判斷獵物遠近之有效因素。(2)當振源明顯時，蜘蛛直接判斷各種擾動的振幅大小、頻率高低、波形模式、振源質量輕重，決定是否啟動捕獵或逃離反應，並在反應前先行定位，亦即以步足腳勾偵測並比較各放射絲之振盪大小，以振盪最大之放射絲為獵物方向，其次藉由第二對步足之位移所產生之準光角，判斷獵物之遠近。蜘蛛正確的將獵物定位後，會以適當的速度往前衝，一口咬住獵物，以蛛絲重重包裹後，拖往網中央並進行吸食。

Abstract

Giant wood spider, *Nephila pilipes*, is the biggest orb web spider in Taiwan. The mature *N. pilipes* may even grow to exceed 5 cm in body length. While waiting for the prey, its giant body hangs quietly on the hub of the web. Owing to its ineffective vision and sense of smell, the spider depends almost on detecting the vibration signal of the struggling of the web cause by the struggling prey. When various kinds of sources from the environment contact the web, they will generate various types of vibrations which cause the spider to judge whether they represent danger, prey, or irrelevant signals. Our results suggest that if the disturbance is obvious, through discriminating the amplitude and frequency of the vibration, the spider will make a decision whether to attack or escape immediately. Yet, before any decision is made, it will need to locate the source of vibration. For example, it will locate prey correctly by comparing the vibration transmitted from the radiating strings. The radiating strings that transmitted the largest vibration are where the prey is entangled. The displacement of the second pair of legs will generate a quasi visual angle which enables it to comprehend the distance of the prey. When the vibration signal is obscure, it will jerk the radiating string immediately. After jerking it, if there is damping oscillation on the web, then the spider can judge the location of the prey. When there is damping oscillation, the radiating string that transmitted the greatest damping oscillation is where the prey is entangled. Furthermore, the frequency of damping oscillation helps the spider to judge the distance of the prey. After locating the prey correctly, *N. pilipes* approaches the prey fast, wraps it with silk then drags the prey to the hub to feed.

New Evidences of Behavioral Mechanism for signal Discrimination and Orientation of the Orb-web Spider, *Nephila pilipes*.

壹、前言

人面蜘蛛是台灣最大型結網性圓網蛛，網徑最長可達二公尺以上(李文貴, 2002)，終日靜掛網上，等候獵物上網(Watanabe, 2000)，且其視覺不靈敏，因此，採用坐等式捕食策略，使得蜘蛛網不僅成爲其困住獵物的唯一利器，也是傳遞環境中各種擾動源資訊的媒介。百年前Boys(1880)發現蜘蛛會去攻擊在網上振動的叉子，之後 Burgess(1979)使用不同頻率的振動，觸碰蜘蛛網(*Mallos gregalis*)，歸納出其反應時間，探討蜘蛛的行爲後，漸漸的才開始有量化的研究。

Masters 和 Markl 在 1981 年，在量測上有了突破性的進步，藉由發展非接觸式的測量方法，分析出不同傳遞模式行進波的物理性質，開啓了不同波的振盪模式與蜘蛛行爲關聯性的大門。Landolf 和 Barth (1996)更進一步藉由 Masters 非接觸式的測量方法，分析網上的振動，推斷蜘蛛(*Nephila clavipes*)係利用振動的訊號辨別方向。Naftilan(1999)結合蜘蛛絲一些基本物理量，理論的推導出網上的波速，並發現共振可以明顯在平面網蛛的網上產生，對於波的性質有了深入的了解。

另一方面對於蜘蛛捕獵行爲的研究，早在 1971 年 Robinson 及 Mirick 就發現人面蜘蛛(*Nephila clavipes*)捕獵的過程中有扯網行爲。Klämer 和 Barth(1982)表明雖然對於此行爲的機制不甚明瞭，不過確大膽的預測此行爲對於獵物有偵查的效果，並且觀察到蜘蛛利用此方法甚至可找出 0.05 克的獵物，他在網中產生不同的振動訊號，探討其對於兩種種蜘蛛(*Zygiella x-notat*, *Nephila clavipes*)捕食行爲的影響。

在這三十年內，類似的觀點也同時在文獻中重複被提出(Suter, 1978 ; Rypstra, 1981; Jackson, 1992; Jackson and Wileox ,1993; Weissmann and Vollrath, 1999)，也就是蜘蛛捕食行爲已可視爲訊息儀式化(ritualization)的演化結果，但卻未能言明其真正機制。Rafael 等人(2000)將扯網的行爲作爲記憶力的象徵，藉著將原本在網上的獵物移走，引發三種蜘蛛(*Nephila clavipes*, *Argiope argentata*, *Nerienne peltata*)扯網的行爲，以此來探討其記憶力，實驗中證實越重的獵物被移除時，蜘蛛扯網的次數會越多，以尋找獵物。只可惜，扯網行爲僅是他們實驗的指標，對於扯網的機制還是跟以前一般，僅引用文獻以預測其相關性，卻未找出明確的證據，來說明扯網的意義。

百年來研究蜘蛛行爲的科學家，主要目標就是試圖瞭解網的物理特性和蜘蛛行爲的關聯性，不過因蜘蛛網過於纖細，其物理特性複雜，測量技術上有一定的困難度(Masters and Markl 1981)，雖有相當多的研究，但截至目前都還無法明確的說明，和量化以證明大型圓網性蜘蛛如何接收並轉化網之振動以認知週遭環境，包括敵人、險境或選擇獵物，如何利用網的振盪(包括振盪頻率、振幅及波形)判斷獵物的方向、距離和大小，以及更重要的爲何在捕獵的

過程中，產生扯網的行為及其相關機制又是什麼？

貳、研究目的

本研究我們以人面蜘蛛為對象，設計出一套創新的非接觸式測量系統，可直接分析蜘蛛網上行進波振幅對時間的變化，彌補 Masters 只能偵測振幅對頻率的變化。此突破性發展不僅對於測量上有助益，也讓我們發現了幾個前所未見的現象，成功地將本種蜘蛛之行為定量，且解答了以上各項謎題。其中值得注意的是，新的發現除了解開長久以來無法解決的問題，也說明蜘蛛捕獵過程中扯網行為的成因，以及其作用的相關機制，還有振波在網上傳遞的物理模型，及其對於捕獵之影響。尤其，藉由嶄新的實驗結果，我們也提出蜘蛛判斷獵物方向、距離和大小的方法，並證實其正確性，有別於 Barth 和 Landolfa(1996)僅能提出假設而無法予以證實。最後，根據我們的實驗結果，綜合整理人面蜘蛛捕獵的行為反應，作全觀性的對照整合，將人面蜘蛛捕獵過程中決策的機制提供了全新的實證。簡列研究目的如下：

- 一、人面蜘蛛視覺在覓食過程中所扮演角色之探討。
- 二、解開人面蜘蛛在網上辨識有無獵物的機制。
- 三、建構人面蜘蛛在網上偵測獵物方向的系統。
- 四、探討人面蜘蛛在網上測量獵物遠近的模式。
- 五、探討簡單機械振動誘發捕獵之行為反應。
- 六、分析獵物被蛛網困住後，掙扎振動之波形及其生物意義。
- 七、釐清人面蜘蛛捕獵行為與決策的交互關係。

參、研究材料及方法

一、試驗區域：

本研究除了在野外實地觀察外，也採集了人面蜘蛛置於開放的室內飼養，並且將室內溫度控制在 25-33⁰C，相對溼度(R.H)80-95%。自然環境中蜘蛛的生長環境其溫度約為 29⁰C，相對溼度(R.H)95%，每隻蜘蛛皆可能在室內任意的地方結網，保有其在野外求生的自由度。所有取樣的蜘蛛網都是在三天內結成，並且擁有完整的結構及黏性。

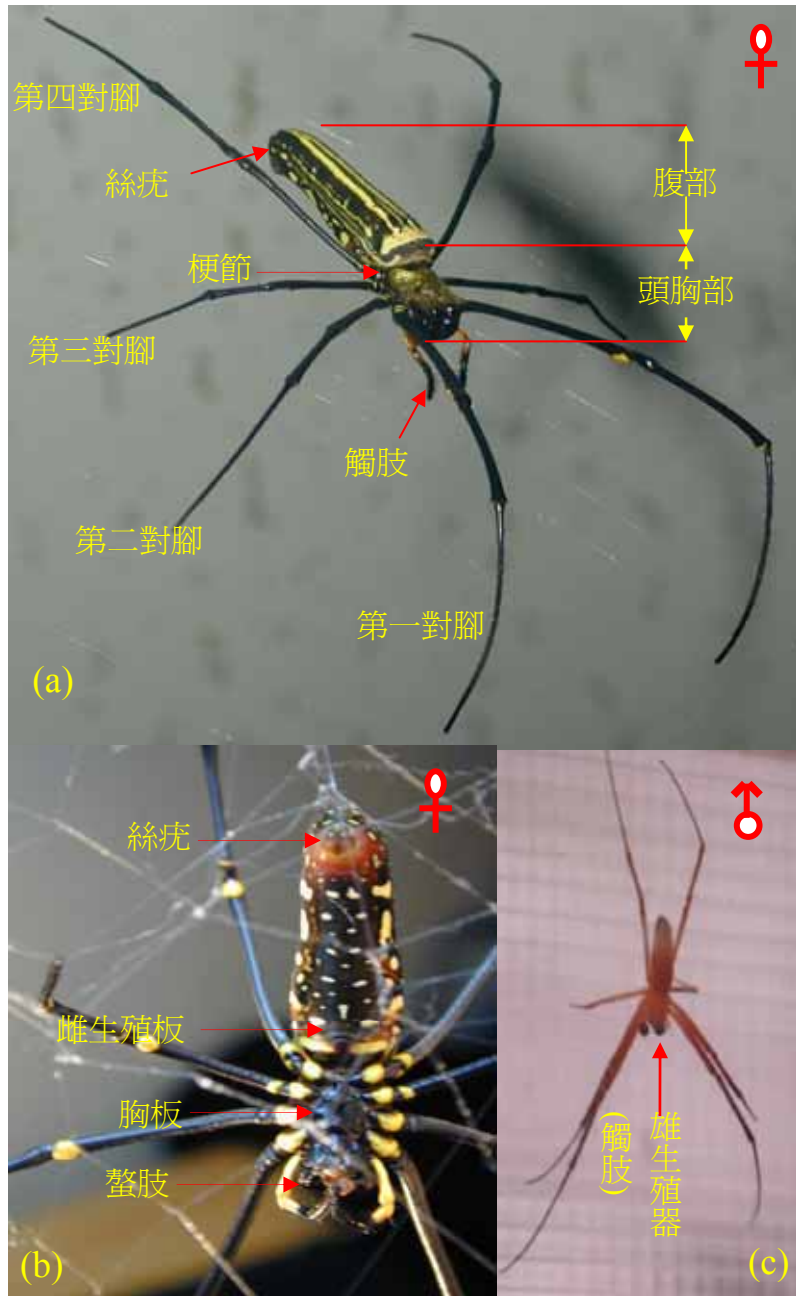
二、供試蜘蛛來源：

從 1999 年 4 月至 2004 年 11 月，共採得 121 隻人面蜘蛛，自南有屏東墾丁，中部台中火炎山，北部基隆情人湖、中正公園及國立台灣海洋大學後山（附件圖 1）。餵食的食物來源以野外採集，如蚱蜢、蝗蟲、蝴蝶、蛾、蟋蟀、蚊子、蠅、蜻蜓的昆蟲，及飼養的麵包蟲（附件圖 2），每兩天餵食一次。

三、實驗樣本：

(一)雌人面蜘蛛的外部形態圖

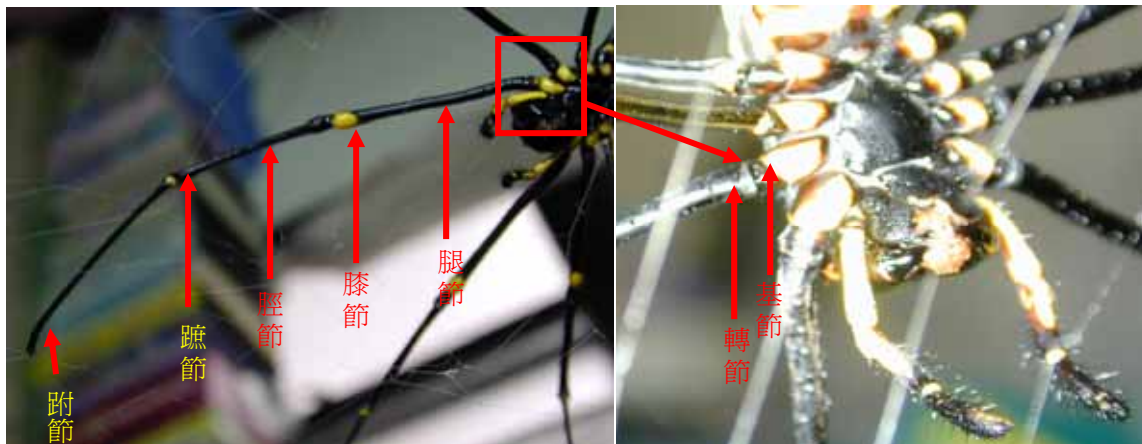
人面蜘蛛 (*Nephila pilipes*) 別名斑絡新婦，屬於節肢動物門，蛛形綱，蜘蛛目，長腳蛛科，人面蜘蛛屬。雌蜘蛛體長約 30-50 mm，是台灣體型最長的結圓網性蜘蛛，頭胸部背面有凹凸隆起如人之臉孔，腹部呈圓筒狀，底色黑褐上有黃色縱走斑紋，會在樹林中結網，網徑最大可達結直徑 200 cm 以上，網面上常有些細小的雄蛛和赤腹寄居姬蛛(附圖 3)，雄蜘蛛體色橙紅，體長約 7-10 mm。



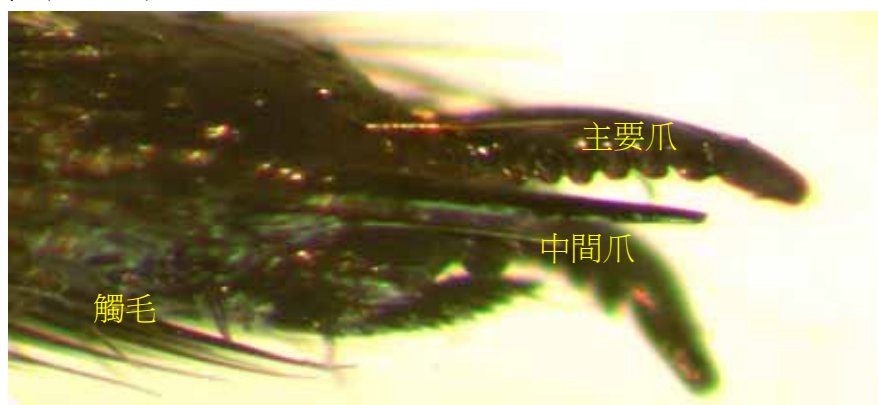
圖一、人面蜘蛛(*N. pilipes*)外部形態:(a)雌蛛背面;(b)雌蛛腹面;(c)雄蛛背面。

(二)人面蜘蛛的腳

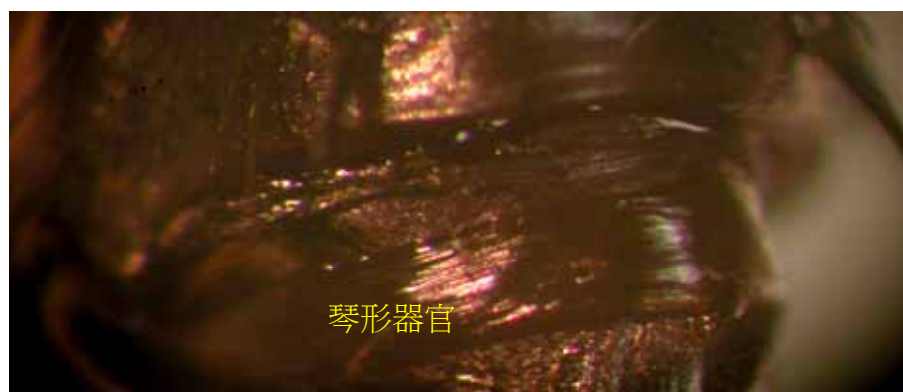
人面蜘蛛有四對腳，每隻腳有七節，如圖二。腳上有許多觸毛，可靈敏偵測到振動，腳附節末端的主要爪，有許多鋸狀毛，中爪將絲壓下抵著鄰近的鋸狀毛，蜘蛛可緊緊的抓著蜘蛛絲，如圖三。當振動傳到外骨骼時，分布在外骨骼上，腳關節附近的裂縫感覺器(slit sensilla)，便能察覺（陳仁杰, 2002），如圖四。



圖二、人面蜘蛛(*N. pilipes*)的腳有七節，由內而外分別為基節(Coxa)，轉節(Trochanter)、腿節(Femur)、膝節(Patella)、脛節(Tibia)、蹠節(Metatarsus)及附節 (Tarsus)。

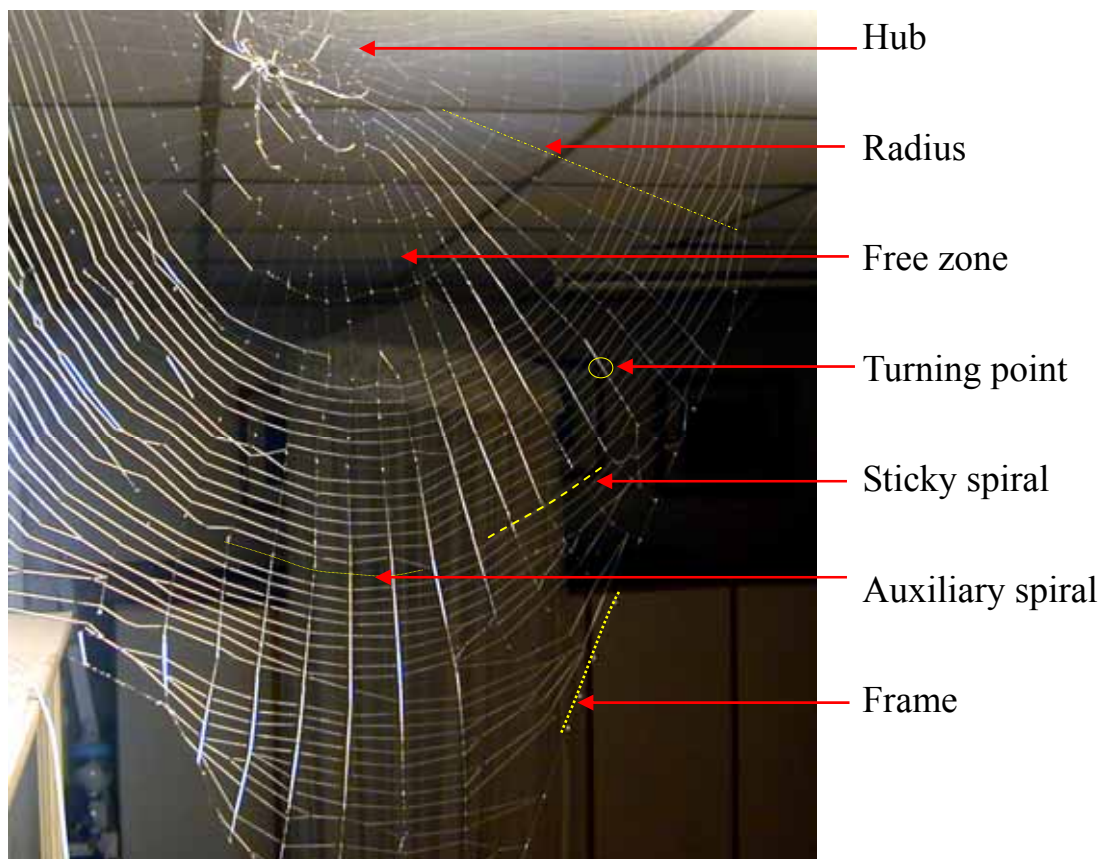


圖三、人面蜘蛛(*N. pilipes*)的感覺器官：附節的側面(Lateral view of a tarsus)觸毛(tactile hairs)、主要爪(mail claws)、中間爪(middle hook)。



圖四、人面蜘蛛(*N. pilipes*)的感覺器官：附節和蹠節的背側面(Dorsal view of the tarsus-metatarsus joint)，蹠節的琴形器官(lyrid organ)位於關節附近。

(三) 人面蜘蛛網結構：



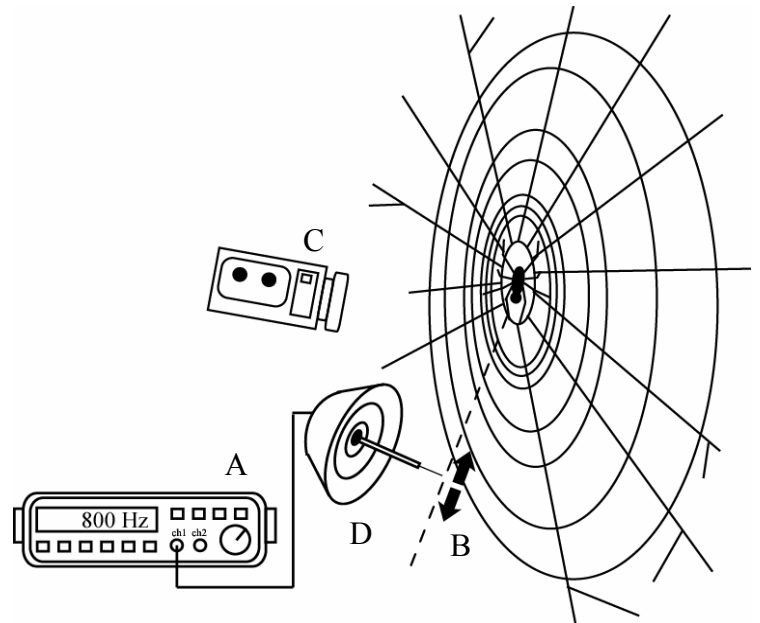
圖五、人面蜘蛛(*N. pilipes*)網結構。

- 1.中央網(Hub)：蜘蛛網中央一片不帶黏性的網，以便蜘蛛能在此休息，並吸食獵物及偵測其蹤跡。
- 2.放射絲(Radius)：又稱基絲，屬無黏性絲，平面網從中心向外輻射，供蜘蛛在網上活動及捕獵。
- 3.自由區(Free zone)：中央絲外圍由無黏性放射絲組成。
- 4.接連點(Turning point)：放射絲與黏性絲連結處(附圖 6-1)。
- 5 黏性絲(Sticky spiral)：蜘蛛用以黏絆獵物，帶有黏球的絲(附圖 6-2)。
- 6.輔助螺旋絲 (Auxiliary spiral)：與黏性絲平行螺旋至網中央，不具黏性，可加強蜘蛛網結構的絲(附圖 6-3)。
- 7.框架絲(Frame)：位於網邊緣，承載整個網之結構的絲。

四、研究設備

(一)振盪器系統設計

利用如圖六所示，自行設計振盪器系統，使用函數波產生器如 A，產生可調變頻率及振幅的訊號，經由單體喇叭將訊號放大如 D，形成振動源，此振動源藉由黏在喇叭上的針筒，成爲一振盪器，傳遞振波於放射絲與黏絲的交會處如 B，模擬獵物的振動訊號。由於人面蜘蛛捕獵反應的時間，非常的迅速，若以人工計數，誤差值過大，因此，於是使用數位攝影機如 C，拍攝整個反應行爲的過程，使用電腦計算影格數，反推其反應時間。

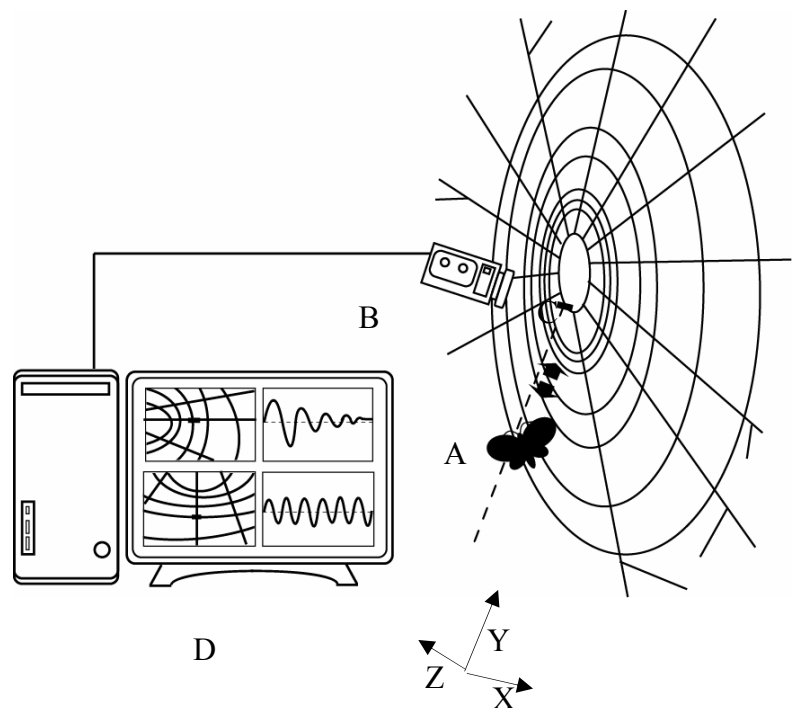


- A：函數波產生器(Function generator)
- B：邊緣絲與放射絲的交會處
- C：數位攝影機
- D：單體喇叭

圖六、人面蜘蛛(*N. pilipes*)蛛網之振盪器系統示意圖。

(二)振盪分析系統設計

自行設計振盪分析系統來分析振源波形，其配置如圖七所示。利用 0.3 cm x 1cm 的反光鋁箔 1 mg，作爲觀測點，黏於網中心的邊緣(人面蜘蛛步足的置放處)如 C，將檢測器 (detector) 架設於觀測點上方 10cm 處，且垂直網平面如 B，拍攝網的 X-Y 位移，並將獵物置於網上掙扎，產生波動，由檢測器將影像傳至電腦分析如 D，電腦分別分析 X 與 Y 平面的振動，將其繪製成時間對應位移變化的圖形，其解析的最小移動位移爲 0.01 cm，最短時間爲 0.033 sec。

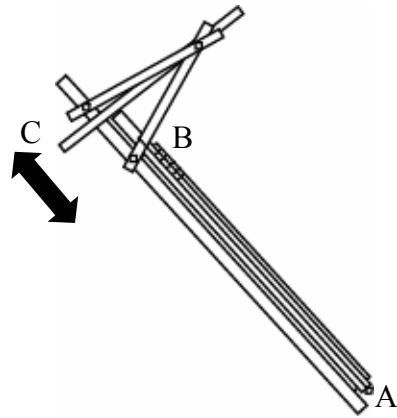


- A：獵物上網的位置
- B：檢測器
- C：觀測點
- D：個人電腦

圖七、測量人面蜘蛛(*N. pilipes*)網振盪之分析系統示意圖。

(三)單脈衝振盪器－扯網模擬器

為要模擬蜘蛛扯網，我們設計了單脈衝振盪器，以產生單一縱波脈衝，將橡皮筋纏於木棒的後頭如 A，使之產生衝力順著壓克力管道撞擊鐵筷，使鐵筷有一縱向位移如 C，此位移的大小經由壓克力管道上的刻度控制如 B，並因重力的作用而使鐵筷只能產生來回一次的振盪，如圖八所示。



圖八、模擬人面蜘蛛(*N. pilipes*)
振網之單脈衝振盪器。

五、人面蜘蛛視覺在覓食過程中所扮演角色之探討。

(一)日夜間捕食測試

大部分結網性圓網蜘蛛，似乎不必靠著眼睛來捕獵(Foelix 1996)。因此推測人面蜘蛛的視覺並不靈敏，為了証實視覺在捕食時之功能，以雌成蛛為材料置於室內，分別於日間和晚間，餵食體長 1.5-2.0cm 的蝗蟲合計 14 次，紀錄其捕食情形及捕食速度，以 pair T-test 進行檢定。

(二)色紙阻隔捕食測試

當獵物在網上掙扎時，在距蜘蛛前 10cm 處，置紅、黃、黑色紙擋住獵物（色紙未觸網），重覆觀察 5 隻蜘蛛捕食行為反應。

六、解開人面蜘蛛在網上辨識有無獵物的機制：

既然人面蜘蛛視覺不靈敏，牠如何判斷有無獵物在網上？捕獵過程中，獵物的掙扎較大時，蜘蛛能立即察覺獵物位置，並給予致命的一咬（a lethal bite）；但當獵物掙扎較小，蜘蛛會扯網(jerking)，且邊走邊扯網，其扯網的行為是否與判斷獵物存在並定位有關？以下我們將對人面蜘蛛扯網行為作深入探討及釐清其與捕獵行為的關聯性。

(一)人面蜘蛛扯網觀察

試圖誘發蜘蛛扯網之後，將網的振盪予以紀錄並分析

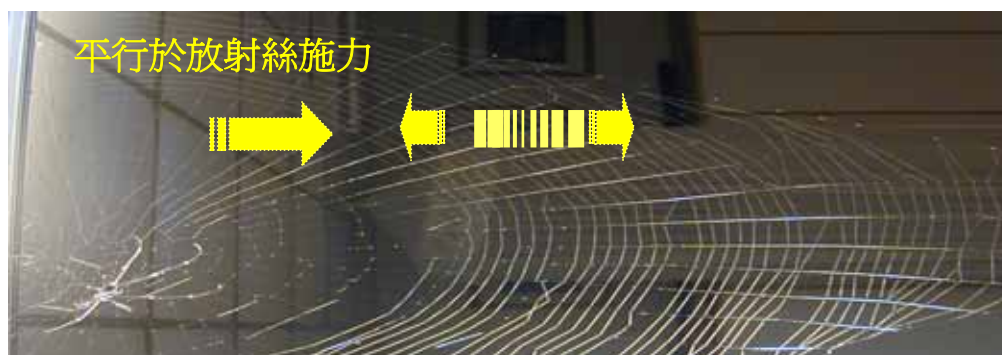
- 1.以振盪器振動訊號，引誘雌成蛛扯網，在距離蜘蛛 10cm 設置觀測點，並以振盪分析系統量測網在無獵物情況下，扯網所產生之縱波(longitudinal wave)波形的頻率與振幅範圍。
- 2.比較人面蜘蛛在有無獵物時，扯網產生的波形。

(二)扯網模擬試驗-縱波、橫波

經由觀察人面蜘蛛扯網，我們發現其扯網行為，有一定的模式，乃是順著放射絲方向拉扯(即平行於放射絲施力)，而非垂直於網面拍打(例如振網)，為明瞭扯網所產生振盪之物理特性，及其扯網何以有固定模式？以下將探討縱波及橫波在網上的傳輸特性。

1. 縱波探討：

縱波(longitudinal wave)是指平行於放射絲施力，產生平行於放射絲來回振盪之波。



圖九、人面蜘蛛(*N. pilipes*)網上縱波示意圖。

(1) 相關位置安排

O：表平行於放射絲施力之振源；

A：表距虛擬振源 5 cm 之觀測點；

B：表距虛擬振源 20 cm 之觀測點；

C：表距虛擬振源 35 cm 之觀測點；

D：表距虛擬振源 50 cm 之觀測點；

E：表距虛擬振源 65 cm 之觀測點；

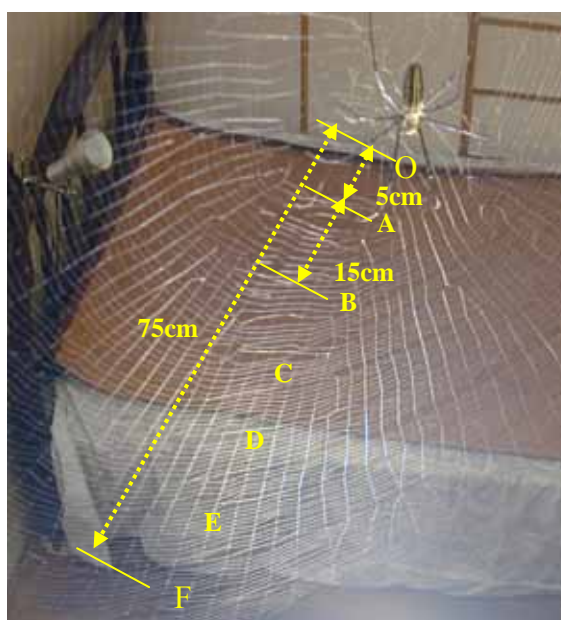
F：表距虛擬振源 75 cm 之虛擬獵物

(2) 將不同重量的虛擬獵物(0, 2, 4, 6, 8, 10g)放置於 F 點。

(3) 使用單脈衝振盪器將振幅固定於 1.5cm 頻率 10Hz，施加縱波於 O 點。

(4) 檢測器垂直網面置各觀測點上，紀錄 X-Y 平面的振盪位移如圖(七)B。

(5) 電腦分析出各點縱波之波形，比較其振幅衰減率。



圖十、人面蜘蛛(*N. pilipes*)網上扯網模擬試驗(縱波)。

2. 橫波探討：

橫波(transverse wave)係指垂直於網面施力，產生垂直於放射絲振盪之波。



圖十一、人面蜘蛛(*N. pilipes*)網上橫波示意圖。

(1)相關位置安排

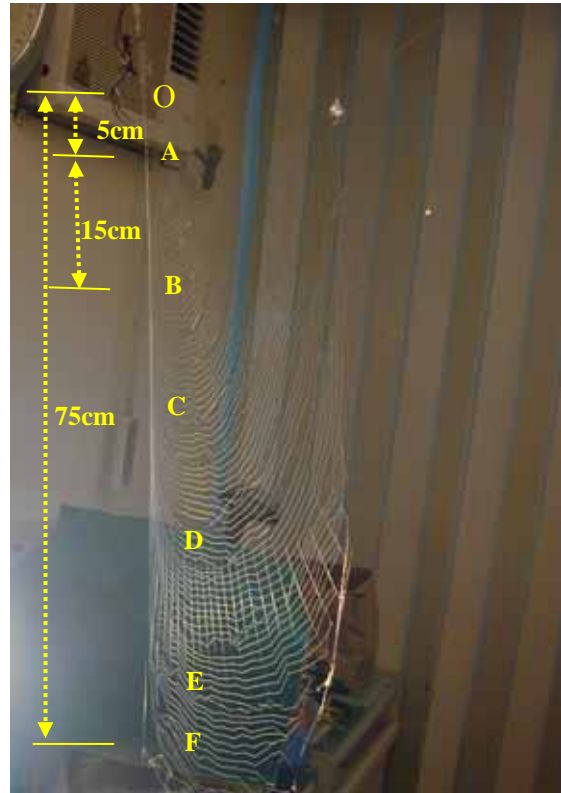
- O：表垂直放射絲施力之振源；
- A：表距虛擬振源 5 cm 之觀測點；
- B：表距虛擬振源 20 cm 之觀測點；
- C：表距虛擬振源 35 cm 之觀測點；
- D：表距虛擬振源 50 cm 之觀測點；
- E：表距虛擬振源 65 cm 之觀測點；
- F：表距虛擬振源 75 cm 之虛擬獵物

(2)將不同虛擬獵物 0, 2, 4, 6, 8, 10 g 放置於 F 點。

(3)使用單脈衝振盪器將振幅固定於 1.5 cm 頻率 10Hz 施力於 O 點。

(4)檢測器置各觀測點上垂直網面，紀錄 X-Y 平面的振盪位移如圖(七)B。

(5)電腦分析出各點橫波之波形，比較其振幅衰減率。



圖十二、人面蜘蛛(*N. pilipes*)網上扯網模擬試驗(橫波)。

(三)探討產生阻尼振盪之最小重量臨界值

當獵物不掙扎時，蜘蛛如何偵測獵物的存在呢？本實驗將虛擬獵物置於網上，以單脈衝振盪器扯網，發現會產生連續性振盪(縱波)，而該縱波振盪似乎成指數衰減，即類似阻尼振盪之衰減，本實驗除將證實該振盪確係阻尼振盪外，並試圖進一步瞭解各種不同重量所產生之阻尼振盪傳輸情形及其阻尼最小重量臨界值，藉以釐清蜘蛛扯網之生物意義。相關實驗設計同圖十，以下為方便計算比較，將阻尼率及阻尼振幅定義如下：

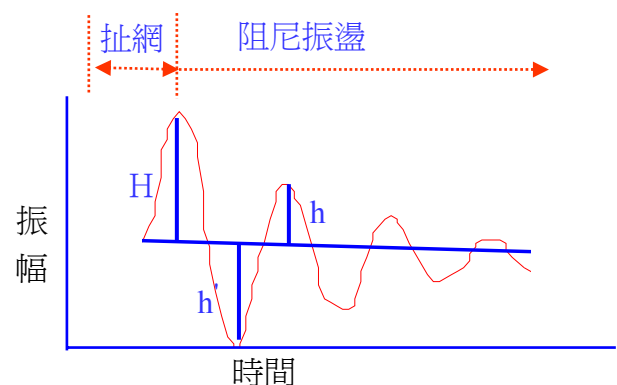
$$\text{阻尼率} = (h/H)\%$$

$$\text{阻尼振幅} = H + h'$$

H：表示蜘蛛扯網時所造成縱波之振幅

h：表示蜘蛛扯網後所產生連續振盪之第一個次振盪之振幅

h'：表示扯網後因虛擬獵物反作用力所產生反向振盪振幅



圖十三、阻尼率示意圖。

七、建構人面蜘蛛在網上偵測獵物方向的系統：

當人面蜘蛛測知有獵物在網上時，接下來最重要的工作，就是啟動獵物定位(orientation)機制，包括偵測獵物方向及距離，以下實驗我們將先藉比較及干擾及無干擾時，網中不同放射絲傳遞縱波情形，以深入探討蜘蛛辨識方向的機制。

(一)振源無干擾時，不同放射絲縱波傳遞測試

從長期野外及室內餵食觀察中發現，當獵物上網掙扎不太激烈時，人面蜘蛛總會先以第一對步足四處勾測放射絲（有時第二對步足也會加入勾測），之後轉向獵物方向並精準的循獵物所在之放射絲（第一對步足總會勾著該放射絲）直奔，因此，本實驗試圖檢視，在無干擾情形下，獵物在網上掙扎產生之波的振盪傳至網中央的情形，藉此，瞭解靜掛網中央的人面蜘蛛是如何偵測出獵物方向。實驗設置如下：

- 1.將虛擬物 1.0g 置於雌成蛛的網中，距網中心 45cm 如 A。
- 2.距網中心 5cm 處每間隔一根放射絲放置一觀測點，共 B, C, D, E, F, G, H, I 八個觀測點。
- 3.將振盪器的振幅固定於 1.0 cm，頻率固定於 10Hz，產生連續的行進縱波施加於擬獵物上。
- 4.將檢測器架設於觀測點前同時垂直網面紀錄 X-Y 平面的振動位移。
- 5.電腦分析出各縱波並比較第一、二週期波振幅。

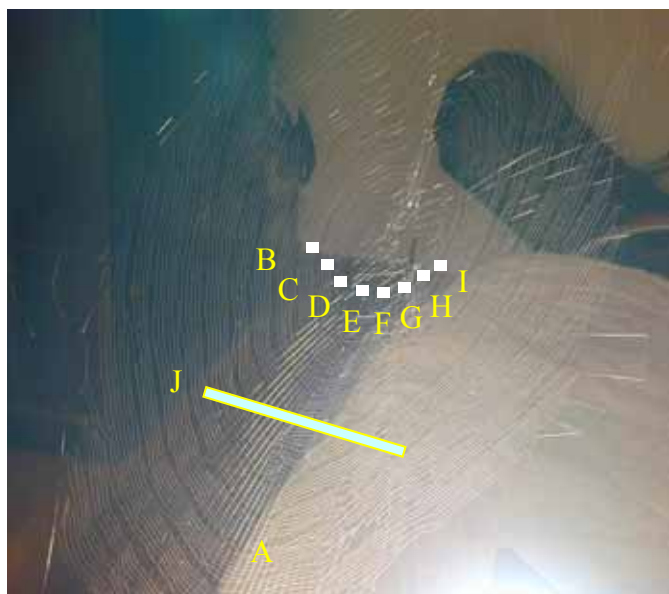


圖十四、人面蜘蛛(*N. pilipes*)蛛網不同放射絲縱波傳遞測試之觀測點配置圖。

(二)振源受干擾時，不同放射絲縱波傳遞測試

本實驗為檢視獵物在網上掙扎產生之波，其振盪被吸管干擾後傳至網中央的情形，以瞭解靜掛網中央的人面蜘蛛對波的振盪在有干擾時，其所測得獵物掙扎振盪情形，實驗設計如下：

- 1.將虛擬獵物 1.0g 置於雌成蛛網中，距網中心 45cm 如 A。
- 2.距網中心 5cm 處每間隔一根放射絲放置一觀測點，共 B, C, D, E, F, G, H, I 八個觀測點。
- 3.距觀測點 20 cm 處放置一直徑 0.5 cm 長度 24cm 之吸管，阻隔波的傳遞如圖十五 J 所示。
- 4.將振盪器的振幅固定於 1.0 cm 頻率固定於 10 Hz，產生單頻施力於虛擬獵物上。
- 5.將檢測器架設於觀測點前同時垂直於網面，紀錄 X-Y 平面振動位移。



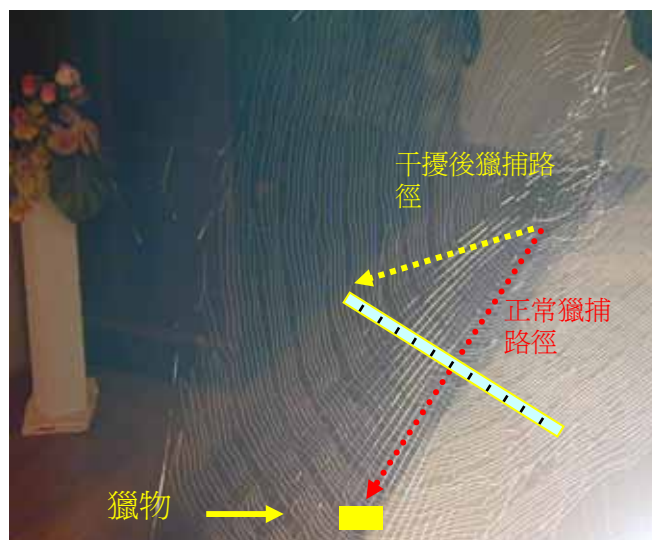
圖十五、人面蜘蛛(*N. pilipes*)受干擾時不同放射絲縱波傳遞測試示意圖。

6.電腦分析出各縱波並比較第一、二週期波振幅。

(三)干擾振源時，蜘蛛反應試驗

本實驗進一步將吸管置於人面蜘蛛前，觀察其反應，以確定其方向辨識與絲所傳遞之縱波，是否緊密關聯。實驗設計如下：

- 1.將獵物置於 12 隻雌成蛛網中，獵物與蜘蛛距 40 cm，紀錄蜘蛛捕獵方向。
- 2.如步驟 1，但距蜘蛛 20 cm 處放置直徑 0.5 cm 長度 24 cm 標有記號之吸管，干擾波的傳遞，吸管正後方 20 cm 處放置獵物，並列表紀錄蜘蛛捕獵方向。
- 3.以 pair-T-test 檢定步驟 1 和 2 間蜘蛛捕獵方向，移動速度及扯網次數是否有顯著差異。



圖十三、干擾振源時，人面蜘蛛 (*N. pilipes*) 反應試驗圖示。

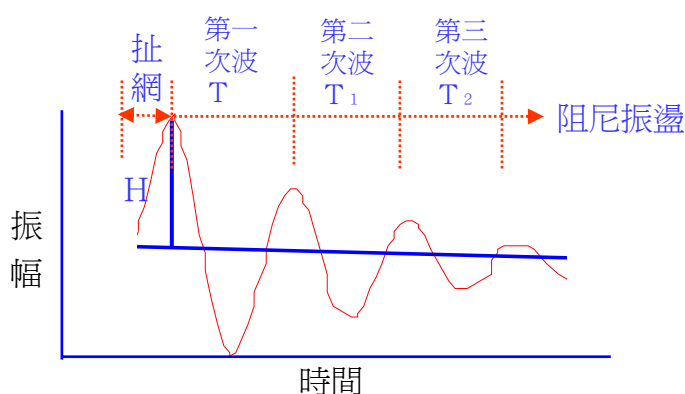
八、探討人面蜘蛛在網上測量獵物遠近的模式：

測量獵物遠近乃是蜘蛛在捕食決策中非常重要的一環，由於蜘蛛視覺不靈敏，如何能判斷遠近呢？這一直是個難解的謎，以下我們專就此一主題，設計實驗予以探討。

(一)獵物無明顯掙扎—蜘蛛藉扯網產生阻尼週期變化偵測獵物

經由長期觀察發現，當獵物無明顯掙扎時，蜘蛛會有扯網行為，且邊走邊扯網，顯而易見，扯網所產生的振盪除了傳達獵物存在外，應當另有其他相關訊息，譬如獵物遠近等，本實驗將藉由扯網後所造成連續性第一次振盪(即阻尼振盪)之週期變化，以證實並探討蜘蛛如何利用該週期變化得知獵物遠近的訊息。阻尼週期(T)定義如下：

T 表示第一個次(阻尼)振盪週期，該週期為人面蜘蛛扯網後感知(等待)阻尼回饋振盪的時間，當 T 值越大大，表示其等待時間越長，獵物距離越遠。反之， T 值越小，表示獵物越近。藉 T 值大小，感知獵物的遠近。

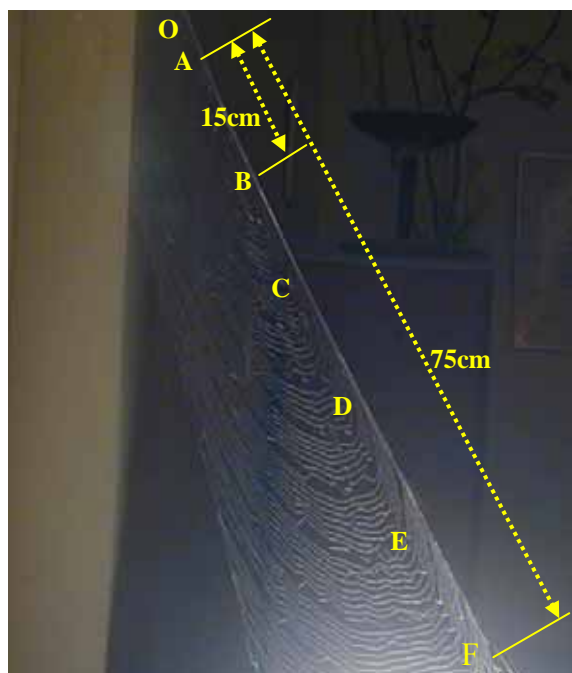


圖十四、阻尼週期示意圖。

1. 相關位置安排

- O：表平行於放射絲施力之振源；
- A：表觀測點；
- B：表距虛擬振源 15 cm 之虛擬獵物；
- C：表距虛擬振源 30 cm 之虛擬獵物；
- D：表距虛擬振源 45 cm 之虛擬獵物；
- E：表距虛擬振源 60 cm 之虛擬獵物；
- F：表距虛擬振源 75 cm 之虛擬獵物。

2. 使用單脈衝振盪器，將振幅固定於 1.5 cm 頻率 10Hz，施加縱波於 O 點。
3. 依序置放不同重量虛擬獵物於網上。
4. 檢測器放置觀測點前並同時垂直於網的平面，紀錄 X-Y 平面的振盪位移。
5. 電腦分析出不同距離的虛擬獵物縱波波形，比較其週期的變化。



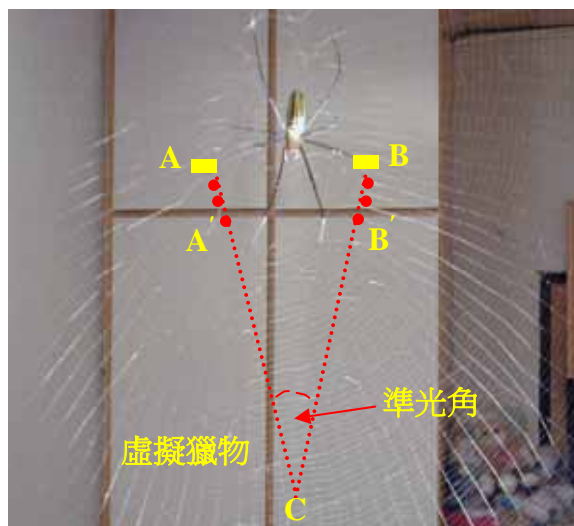
圖十五、人面蜘蛛(*N. pilipes*)阻尼振盪週期實驗圖示。

(二) 獵物明顯掙扎—蜘蛛藉由準光角捕獵

準光角定義：A,B 設為人面蜘蛛靜掛網中央時第二對步足位置，A',B' 設為獵物掙扎時第二對步足位移點，由 A 往 A' 位移，B 往 B' 位移，延長 AA' 與 BB' 線段交於 C，角 ACB 設為準光角。該角類似人的兩眼視線所形成之光角，可讓蜘蛛像人一樣感知振源遠近。

從餵食觀察中，發現當獵物掙扎明顯時，蜘蛛會快速衝向獵物，且一點不差在獵物前停住，既然人面蜘蛛眼力不佳，何以僅藉振盪就能精準判斷獵物距離呢？其次蜘蛛靜掛網中央時，其第二對步足總會以極大的跨(角)度掛於網上（其餘的步足跨度較小），顯而易見，其橫跨姿態必定有其意義，本實驗將探討網周邊振盪，藉由不同的放射絲傳回網中央，在第二對步足位置產生振盪的情形，藉此釐清橫跨網中央勾在兩邊的第三對步足，在辨識獵物距離所扮演的角色。實驗配置如下：

1. 第二對步足腳勾在網上 A,B 為觀測點
2. 離網中央於 10, 20, 30, 40 cm 處各設為虛擬獵物上網點。
3. 依序置虛擬獵物 1.0 g 於不同位置如 C
4. 檢測器置於觀測點前，同時垂直於網平面，紀錄兩點 X-Y 平面的振盪位移。
5. 分析不同距離的位移夾角（準光角）比較獵物遠近與準光角角度變化關係。

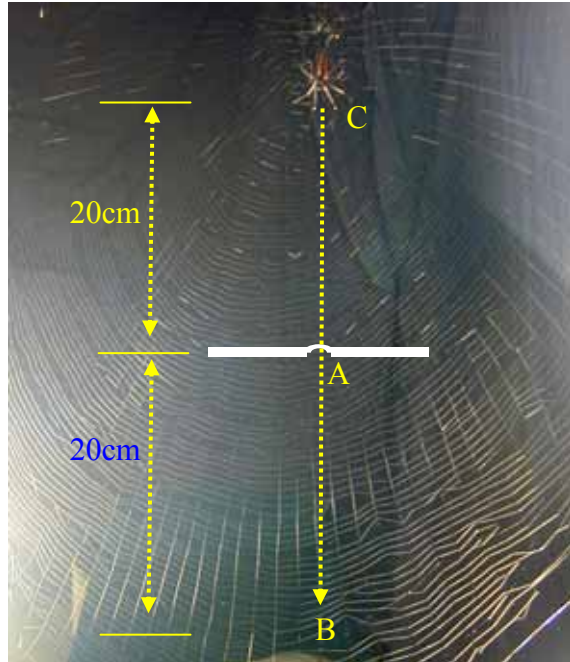


圖十六、人面蜘蛛準光角實驗圖示。

(三)干擾第二對步足接收振源時，蜘蛛之反應試驗

為進一步釐清上項實驗結果，本實驗將吸管中央挖空，使振源僅能單向（單一放射絲）傳至網中央，其餘放射絲則予干擾，使第二對步足無法清楚接收振盪，以觀察蜘蛛反應。實驗設置如下：

- 1.將獵物置於 10 隻雌成蛛網中，獵物與蜘蛛距 40 cm，紀錄捕獵速度。
- 2.如步驟(1)距蜘蛛 20cm 處放置一直徑 0.5 cm 長 24 cm 之吸管如 A，吸管之中央切割長三公分凹槽，並使獵物所在放射絲置於該凹槽下，干擾第二對步足接收振源，僅能使第一對步足接收振源傳遞(辨別方向)。
- 3.吸管正後方 20 cm 處放置獵物如 B。
- 4.以數位攝影機紀錄算出蜘蛛捕獵之反應時間和反應速度。
- 5.以 pair T-test 檢定 AC 和 AB 段蜘蛛反應速度差異。



圖十七、干擾人面蜘蛛(*N. pilipes*)第二對步足，觀察其反應。

九、探討簡單機械振動誘發捕獵之行爲反應：

網的振動會引起蜘蛛的捕獵反應，其蜘蛛所能感受到振動的變因包含振幅、頻率、載重、波形，爲了能定量化探討蜘蛛對於外界環境的振動反應，本實驗設計出一套振盪系統，可調變振幅及頻率，將其觸碰蜘蛛網，觀察蜘蛛行爲反應的變化並找出其差異，以釐清訊號就蜘蛛而言所代表之生物意義。

(一)利用簡單機械振動產生不同振幅之振動訊號，觀察不同體長的蜘蛛行爲反應

- 1.將振盪器的頻率固定於 13 Hz，分別調振幅於 2.5, 3.5, 4.5 cm，產生連續的行進縱波，作為振源如圖六 A。
- 2.施加於 29 隻不同體長之蜘蛛網的邊緣絲如圖六 B(體長 0.5-4.5cm)。
- 3.以數位攝影機算出蜘蛛行爲之反應時間(response time)，並量測其行進距離。
- 4.定義反應速度(response rate)為蜘蛛行走之距離除以反應時間。
- 5.將體長分組統計蜘蛛間的反應差異。
- 6.在同一振幅下，以不同體長對應於反應速度進行綫性迴歸，以探討其相關性。

(二)利用簡單機械振動產生不同頻率之振動訊號，觀察不同體長的蜘蛛行為反應

- 1.將振盪器振幅固定於 0.3 cm，分別調頻率於 1, 50, 200, 800Hz，產生連續的行進縱波，作為振源如圖六 A。
- 2.施加於 31 隻體長 0.5-4.5cm 之蜘蛛網的邊緣絲如圖六 B。
- 3.以數位攝影機算出蜘蛛行為之反應時間(response time)，並量測其行進距離。
- 4.定義反應速度(response rate)為蜘蛛行走之距離除以反應時間。
- 5.體長分組統計蜘蛛間的反應差異。
- 6.在同一頻率下，以不同體長對應於反應速度進行綫性迴歸，以探討其相關性。

(三)將簡單機械振動施加於承載重物之網上，觀察不同體長蜘蛛的行為反應

- 1.以鐵絲校整 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1, 2, 4, 6, 8 g 製作不同重量砝碼，置於網上 A，當作虛擬獵物之質量。
- 2.鐵絲繞成一圓，使用振盪器將振幅固定於 0.4 cm，將頻率固定於 25Hz 如圖六 A，產生連續的行進縱波，施加於鐵絲上，體長 2.5cm 以下及 3.5cm 以上的蜘蛛，分別超過 4g 及 8g 以後，部分網會因過重出現斷裂情形。
- 3.砝碼置於 30 隻體長 1.2-4.5 cm 之蜘蛛網的邊緣絲如圖六 B。
- 4.數位攝影機算出蜘蛛行為之反應時間(response time)，並量測其行進距離。
- 5.定義反應速度(response rate)為：蜘蛛由中心行走至獵物之距離除以反應時間。
- 6.將體長分組統計，並比較蜘蛛間的反應差異。
- 7.在同組體長下，以不同重量對應於反應速度進行綫性迴歸，以探討其相關性。

十、分析獵物被蛛網困住後，掙扎振動之波形：

本部分研究探討當獵物受困於網中，同種類型的獵物，是否會產生典型的掙扎振盪，使人面蜘蛛可利用不同類型獵物的不同典型掙扎模式，作為分辨獵物的依據。

(一)分析同種類不同體長之昆蟲，在網上掙扎振動之波形

- 1.在野外採集，體長分為 1.2, 1.6, 2.0, 2.4, 2.8, 3.2 cm 的蝗蟲。
- 2.將不同體長的蝗蟲置於雌成蛛的網中，距網中心 30cm 如圖七 A，其最大網徑在 70 至 110cm。
- 3.在網中心放置觀測點，並將檢測器架設於觀測點前，同時垂直於網面，紀錄 X-Y 平面的振動位移如圖七 B。
- 4.電腦分析出各縱波波形，並與不同體長之蝗蟲作比較。

(二)分析不同種類之振源，在網上造成之振動波形及其生物意義

- 1.將不同種類的昆蟲及其它振源置於雌成蛛的網中，距網中心 30cm 如圖七 A，其最大網徑在 70 至 110cm。

- 2.在網中心放置觀測點，並將檢測器架設於觀測點前，同時垂直於網面，紀錄 X-Y 平面的振動位移如圖七 B。
- 3.電腦分析其縱波的波形。

(三)分析人面蜘蛛捕食過程，網振動之波形

- 1.將麵包蟲置於雌成蛛的網中，距蜘蛛 40cm 處。
- 2.在網中心放置觀測點，並將檢測器放置觀測點前，同時垂直於網的平面，紀錄 X-Y 平面的振盪位移。
- 3.以數位攝影機紀錄，人面蜘蛛隨時間變化的捕獵行為。
- 4.電腦分析出縱波波形，並與捕獵行為作比較。

十一、釐清人面蜘蛛捕獵行為決策相關機制：

人面蜘蛛由於視力不佳，在網上的捕獵只能靠腳勾偵測振動，對於靠視覺生活的人類而言，實在不可思議且難以理解。整個捕獵過程他是如何偵測資訊？獲得相關資訊後他是如何過濾這些資訊並作判斷及決策？如何啟動相關捕獵機制？這些過程值得有系統加以分析，且應是相當有趣的，於是本實驗將以前述各步驟，對蜘蛛捕獵行為過程的研究結果為基礎，綜合歸納人面蜘蛛資訊偵測、過濾及捕獵決策過程等，並試圖繪製捕獵行為決策機制流程邏輯圖，俾使人們對人面蜘蛛捕食機制有全觀性的瞭解。

肆、研究結果

一、人面蜘蛛視覺在覓食過程中所扮演角色之探討

(一)日夜間捕食測試

不論在日間或晚間蜘蛛均能成功的捕食，經 pair-T-test 檢定結果，蜘蛛在日和夜間的捕食速度並無顯著差異($n=14$, $t=0.339$, $p=0.74$)，可見其捕食並非靠視覺。

(二)色紙阻隔捕食測試

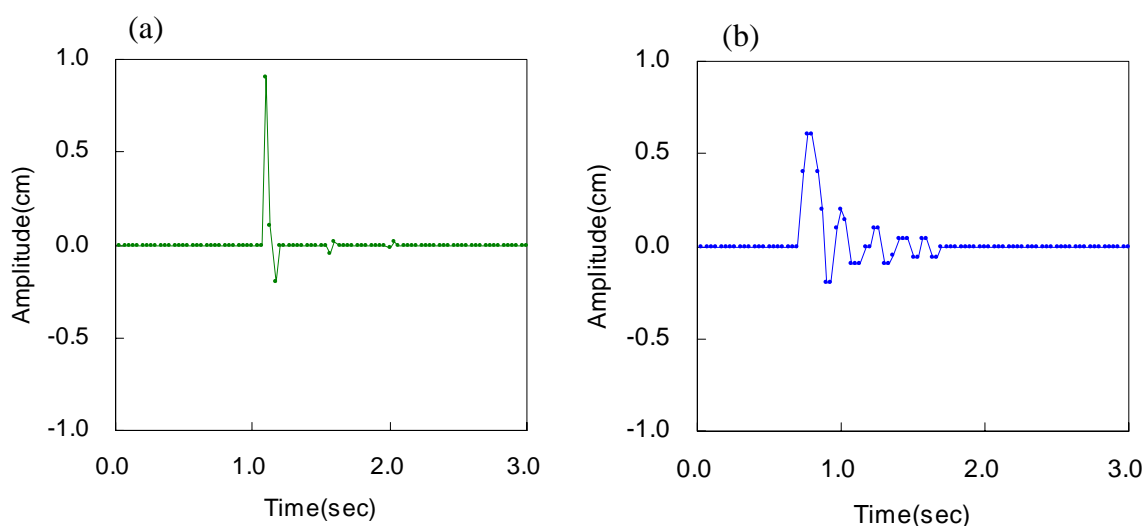
距蜘蛛 10 cm 處，以紅、黃、黑色紙擋住獵物，蜘蛛直衝至色紙前，無視色紙存在(附圖 8)，因此，其視覺確實不靈敏。

二、解開人面蜘蛛在網上辨識有無獵物的機制

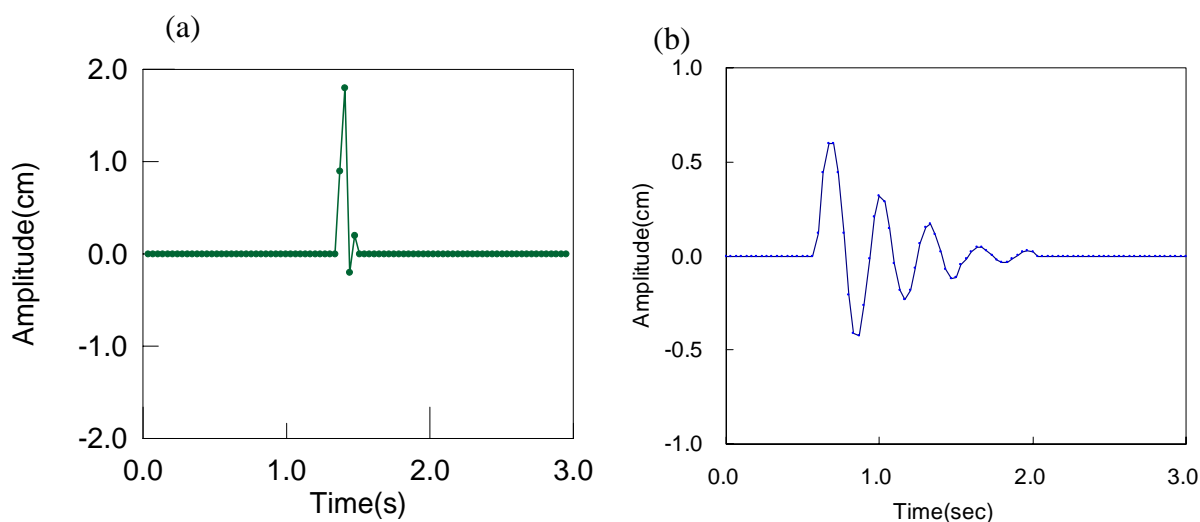
(一)扯網 (jerking)行爲之觀察

扯網：係指人面蜘蛛以第一對步足(有時第二對步足亦會加入協助扯網)，勾住疑似有獵物存在的放射絲上，以平行於該放射絲急速向後拉扯(非拍打)一下，造成放射絲快速來回振盪之現象。

1. 只有當獵物很小或其產生之振盪不明顯時，蜘蛛才會扯網。
2. 雌成蛛扯網所產生之振盪通常為低頻(3至15Hz)高振幅(0.2至2cm)之縱單波。
3. 扯網是蜘蛛用來偵測有無獵物最主要的方法，文獻上雖有人觀察到扯網現象，但由於纖細的蛛網，具有極複雜的物理特性，基於實驗的難度極高，截至目前尚無人有系統的分析扯網的物理意義，及用以偵測獵物的相關機制。本實驗既然已成功的捕抓到了扯網的一般振幅及頻率，接著便設計了能模擬扯網的單脈衝振盪器，藉以分析蜘蛛在網上偵測獵物的相關機制。
4. 以下是人面蜘蛛和單脈衝振盪器，在無獵物及有獵物時的扯網波形，如圖十八(a),(b)和圖十九(a)(b)。



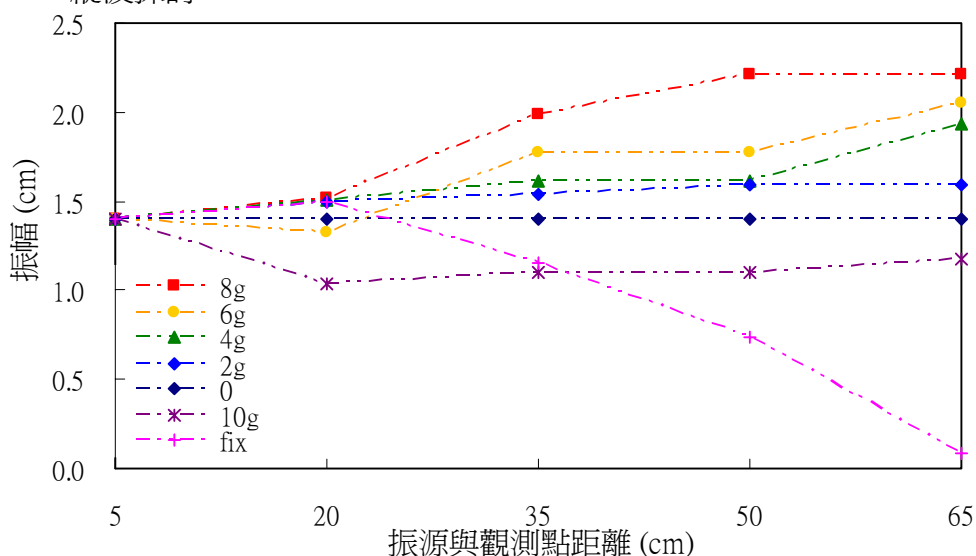
圖十八、人面蜘蛛(*N. pilipes*)扯網波形(a)無獵物時(b)有獵物時。



圖十九、單脈衝振盪器扯網波形(a)無獵物時(b)有獵物時。

(二) 扯網模擬試驗(縱波和橫波)

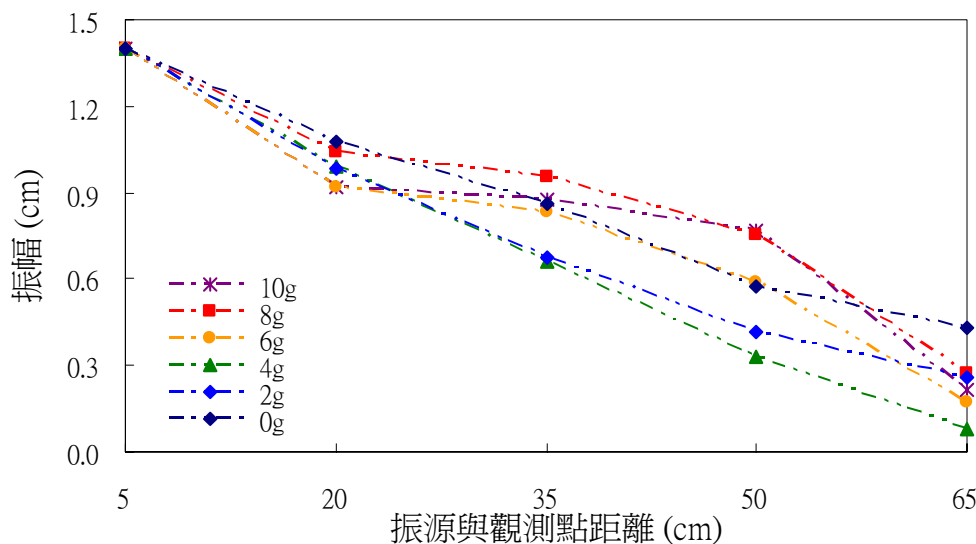
1. 縱波探討：



圖二十、人面蜘蛛(*N. pilipes*)扯網縱波振幅與振源距離關係。有虛擬獵物縱波會增強如 2,4,6,8 克之折線；無虛擬獵物縱波不衰減如 0 克之折線，彈性疲乏現象如 10 克之折線，終端固定會有衰減現象如 fix 之折線。

當無虛擬獵物在網上，各觀測點縱波振幅無衰減現象。當虛擬獵物掛在距振源 75 公分處，越靠近虛擬獵物縱波振幅越大，惟其重量超過 10 克(造成彈性疲乏)或將獵物端予以固定時，縱波振幅會有衰減現象，如圖二十。

2. 橫波探討：



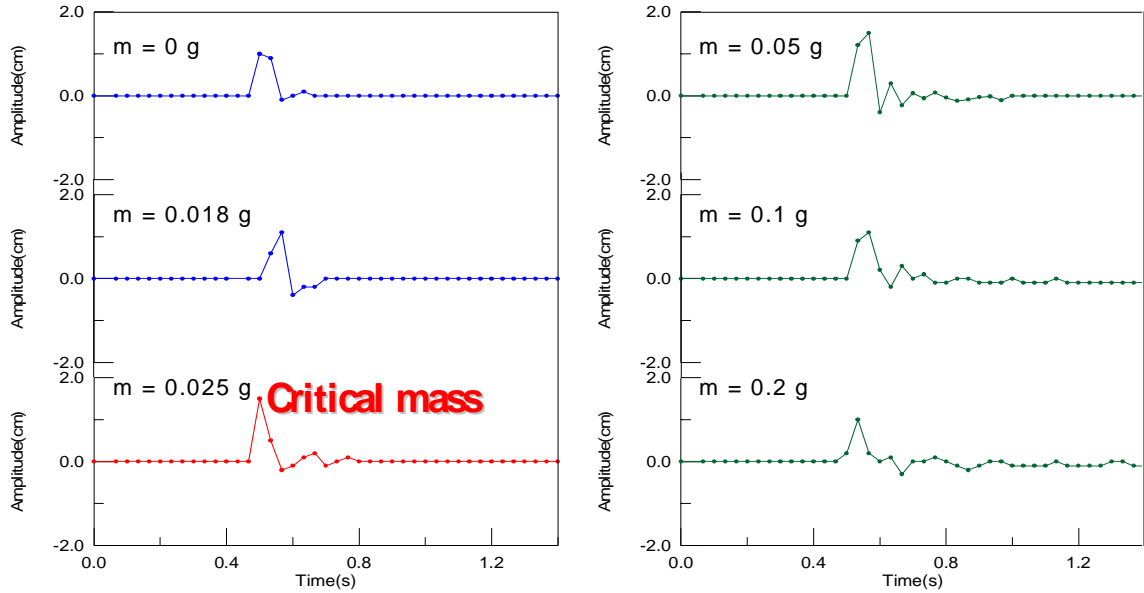
圖二十一、人面蜘蛛(*N. pilipes*)扯網橫波振幅與振源距離關係。

無論有無虛擬獵物，橫波均會衰減，且網不論附掛何種重量之虛擬獵物，橫波傳輸至虛擬獵物處，振幅幾乎均接近於零，因此，確認蜘蛛扯網時，橫波無法產生阻尼振盪現象，故不能回饋獵物相關訊息給蜘蛛如圖二十一。

(三)探討產生阻尼振盪之最小重量臨界值。

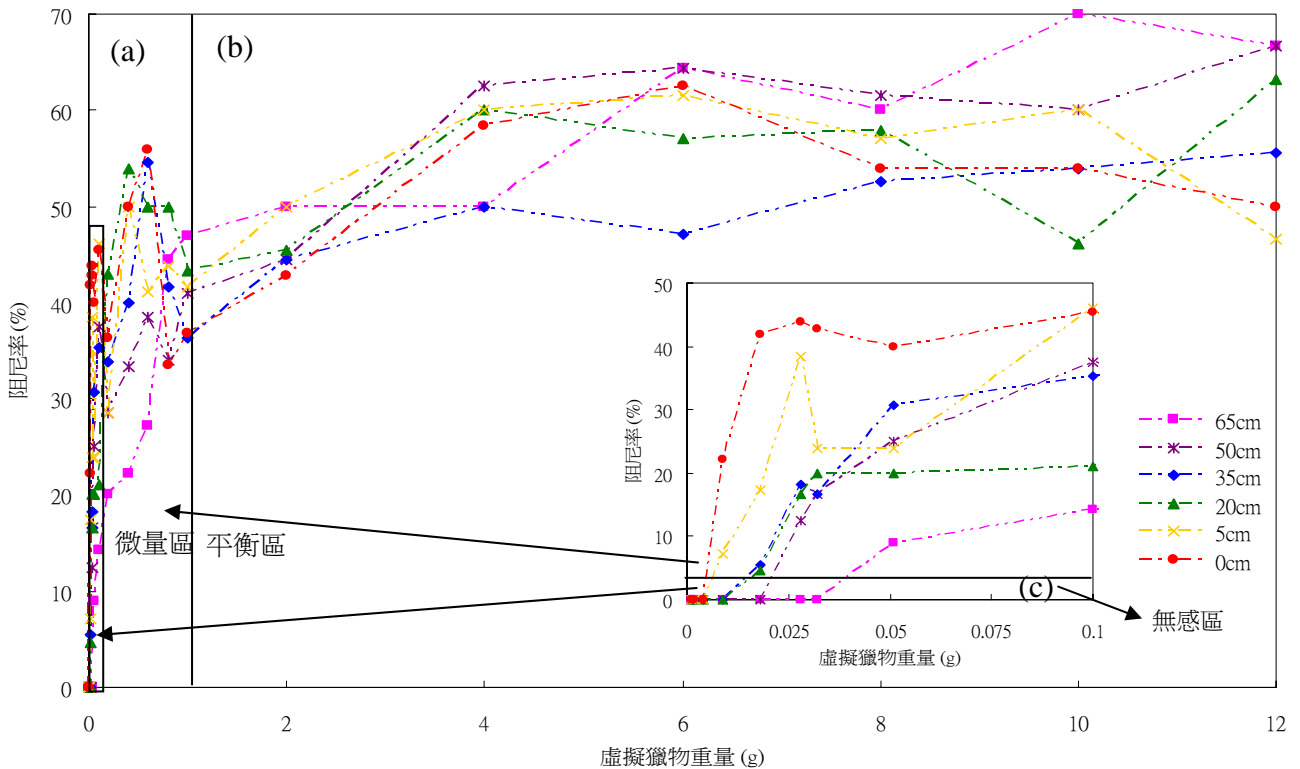
1.同一觀測點產生阻尼振盪之最小重量臨界值。

以下結果為，離振源 20cm 之觀測點，以單脈衝振盪器扯網，可以探測出產生阻尼振盪之最小獵物重量為 0.025g 如圖二十二。



圖二十二、不同重量獵物在蛛網上產生阻尼振盪波形。

2.不同觀測點產生阻尼振盪情形及其最小重量臨界值。



圖二十三、人面蜘蛛(*N. pilipes*)扯網產生的阻尼振盪特性分析(a)微量區(b)平衡區(c)無感區。

無感區：指蜘蛛扯網時，不能造成阻尼之載重區間。

微量區：指蜘蛛扯網時，造成之阻尼振盪總次數（週期數），會隨掛載虛擬獵物重量之增加而遞增之載重區間。

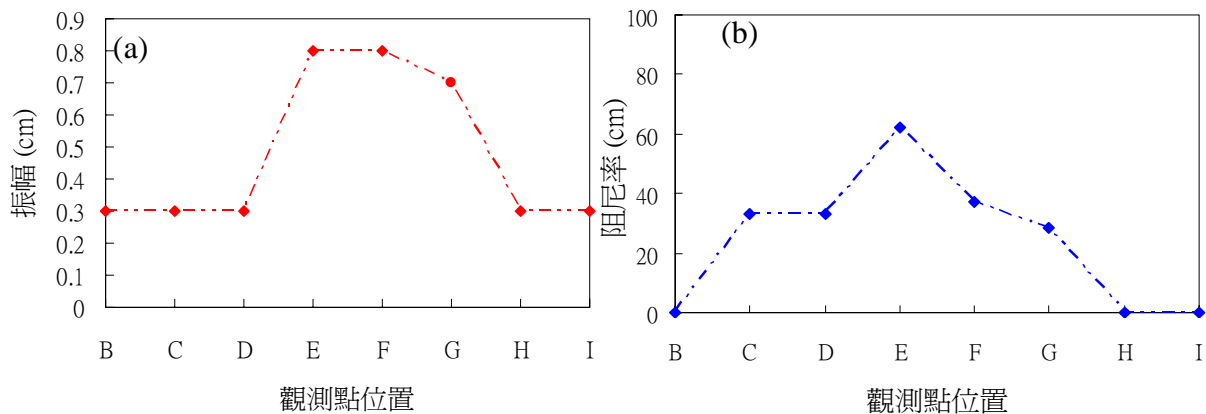
平衡區：指蜘蛛扯網時，造成之阻尼振盪總次數，僅隨振源強度(振幅)大小而增加之載重區間。

從圖二十三(b),(c)知，當虛擬獵物重量極小時（即觀測點分別為 65、50、35、20、5、0 公分,重量分別為 51、18、9、4.5 毫克以下時），縱波無阻尼振盪，屬無感區。然而，隨虛擬獵物重量增加，阻尼振盪亦隨之增強，直到達平衡區為止(即阻尼率在 40 至 60%之間)，惟當重量繼續增加時，蛛網將會有彈性疲乏或斷裂情形。

由於橫波在網上傳輸過程中，會急速衰減，如圖二十一，且網上縱然有獵物也不產生阻尼振盪，因此人面蜘蛛無法憑藉橫波偵測獵物。至於縱波除了獵物過重(10g)產生彈性疲乏致傳輸過程中振幅會衰減外，當有獵物在網上時，縱波不但不衰減，反而會有放大情形，如圖二十。再者，獵物本身的重量會使縱波產生阻尼振盪現象，難怪人面蜘蛛在捕獵過程中會扯網（而非振網），即拉扯蛛網以產生縱波，藉以偵測有無獵物及相關訊息。

六、建構人面蜘蛛在網上偵測獵物方向的系統

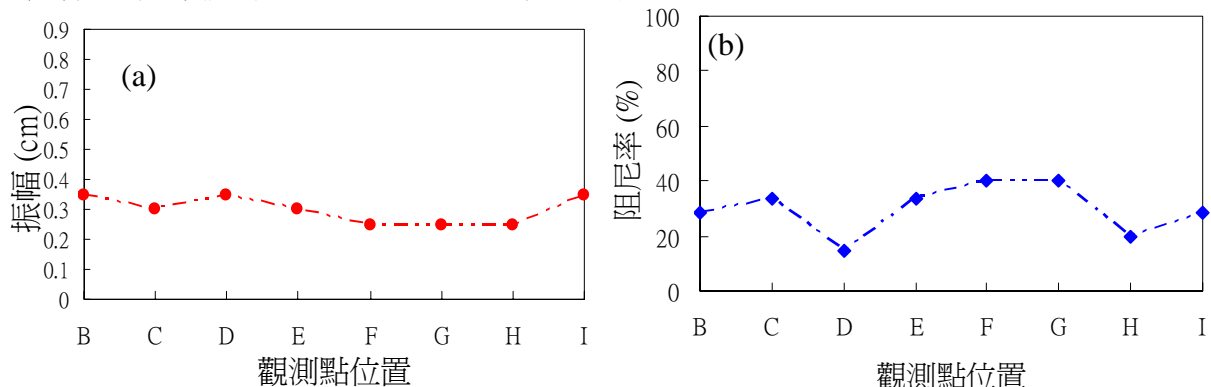
(一)振源無干擾時，不同放射絲縱波傳遞測試



圖二十四、放射絲縱波傳輸(a)縱波振幅變化(b)阻尼振幅變化。

最接近掛有虛擬獵物之放射絲的觀測點(E)其振幅及阻尼振盪最大。人面蜘蛛藉偵測最大振幅及能產生最大阻尼振盪之放射絲得知獵物方向，並以第一對步足勾住該放射絲前往捕獵。

(二)振源受干擾時，不同放射絲縱波傳遞測試



圖二十五、振源受干擾時放射絲縱波傳輸(a)縱波振幅變化(b)阻尼振幅變化。

經過阻隔後，各觀測點的縱波振幅全變小，且其間之差距明顯減少，同樣的其阻尼率及各觀測點間阻尼率差距也明顯減少，經過阻隔後，蜘蛛無法辨識獵物之方向

(三) 干擾振源後，蜘蛛捕獵行為反應試驗

以吸管干擾振源後，蜘蛛明顯偏離正常捕獵方向($n=12, t=7.37, p<0.05$)，干擾前後移動速度($n=12, t=8.57, p<0.05$)及扯網次數($n=12, t=-3.97, p<0.05$)有明顯差異。振源被干擾後之行為模式歸納如表一。

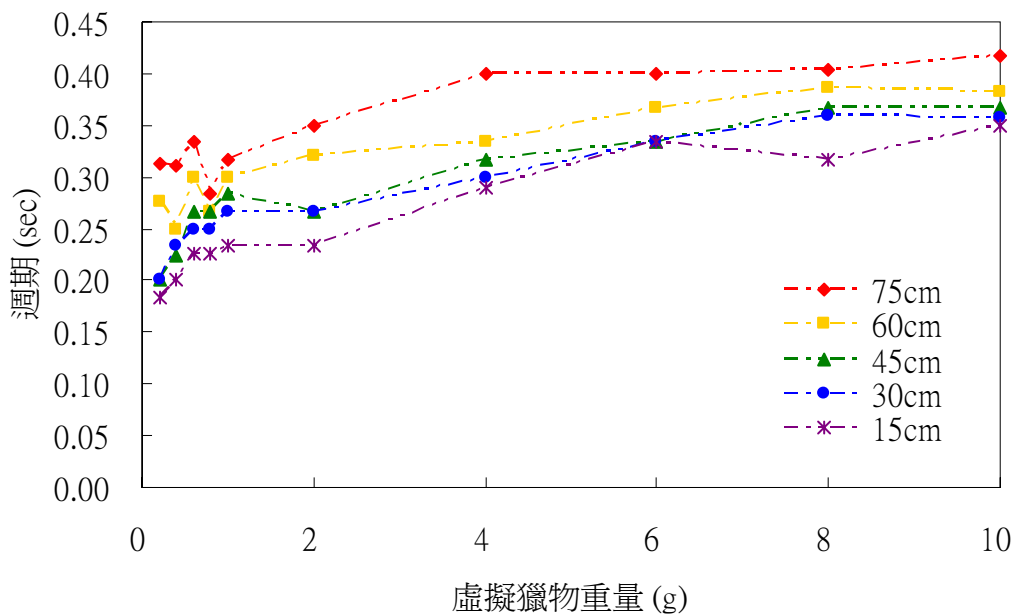
表一被干擾振源後，人面蜘蛛(*N. pilipes*)之捕獵行為模式 (behaviour pattern)

模式編號	行為模式
模式 1	當獵物掙扎時，前肢會以腳勾，試圖尋找振源方向之基絲，惟四處試勾並躊躇或猶豫不前。
模式 2	以偏離獵物方向前衝，衝至中途而作罷。
模式 3	以偏離獵物方向前衝，衝至吸管處而作罷。
模式 4	以偏離獵物方向前衝，衝至吸管處，並越過吸管後，才發現獵物真正方位。

以虛擬獵物作實驗所得振盪在網上傳遞情形，再以實體干擾實驗結果予以對照，確可驗證，蜘蛛方向辨識是靠放射絲所傳遞的縱波。就蜘蛛而言，具有最大振盪之放射絲即為獵物方向所在。

七、探討人面蜘蛛在網上測量獵物遠近的模式

(一) 獵物無明顯掙扎－蜘蛛藉扯網產生阻尼週期變化偵測獵物



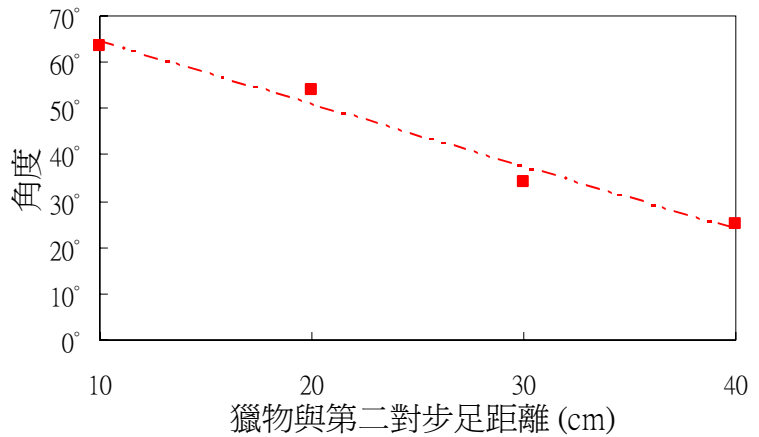
圖二十六、距網中央不同遠近及重量之虛擬獵物阻尼振盪週期變化圖。

當獵物上網而無掙扎時，蜘蛛會扯網並造成阻尼振盪。如圖二十六可知，獵物越接

近時其阻尼振盪的週期越短，獵物越遠時阻尼振盪週期越長，蜘蛛藉此將感知獵物之遠近。

(二)獵物明顯掙扎－蜘蛛藉由準光角捕獵

從實驗結果可知，當獵物掙扎時，第二對步足產生位移，該對步足位移連成直線之夾角大小，會隨靠近獵物而變大，這種情形類似人類兩眼視線之夾角，當眼睛越靠近物體，兩眼視線之夾角越大，越遠離物體視線夾角越小，因此感知物體之遠近。



圖二十七、準光角變化。(F=78.22, P=0.01, R² = 0.98)。

(三)干擾第二對步足接收振源時，蜘蛛反應試驗

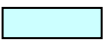



以吸管干擾部分振源後，蜘蛛仍能正確找尋獵物，惟在圖十七AC段不能快速捕獵，應係第二對步足所接收之振源受干擾，無法測知獵物振盪時所產生之準光角，至蜘蛛越過吸管後，AB段獵捕速度明顯增加，經pair-T-test檢定結果，蜘蛛在吸管(干擾)前後段捕食速度有顯著差異(n=10, t=11.61, p<0.05)。

當獵物掙扎所產生之振盪明顯時，不同遠近的獵物，其掙扎會使第二對步足產生不同的位移角度，該角度如同人眼之光角，使蜘蛛有遠近感，但當獵物靜止不動或振盪微弱時，蜘蛛會扯網以產生阻尼振盪，蜘蛛藉回饋之阻尼振盪週期長短，而感知獵物之遠近。

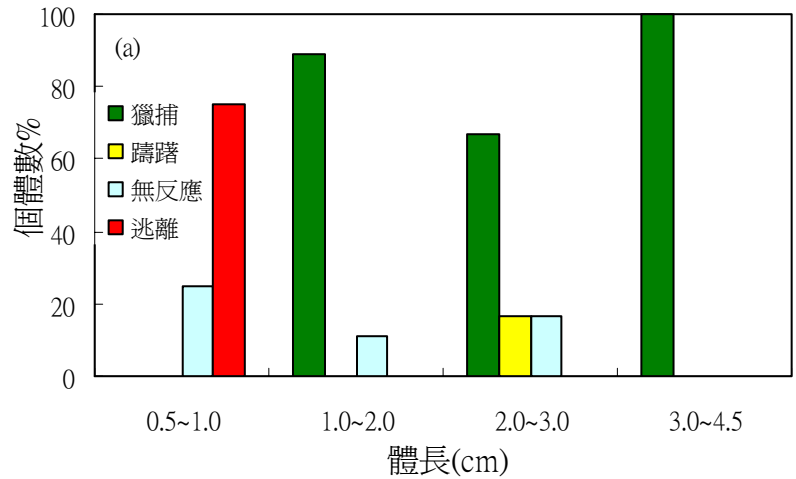
八、探討簡單機械振動誘發捕獵之行爲反應

(一) 利用簡單機械振動產生不同振幅觸網，觀察不同體長的蜘蛛行爲反應

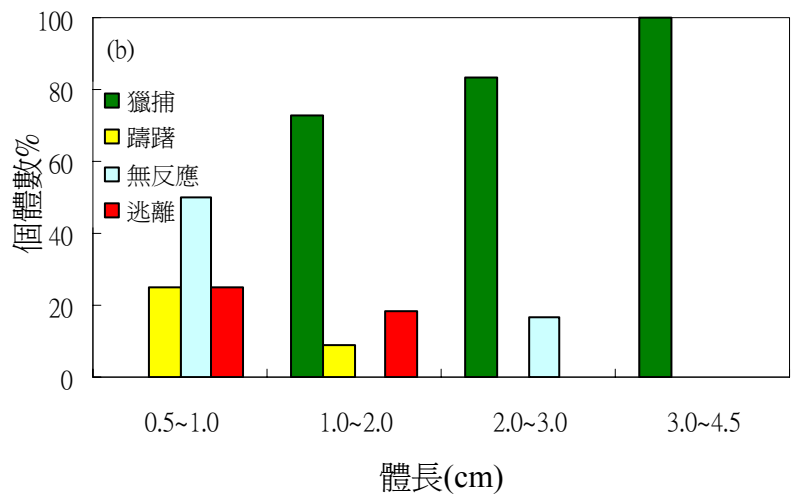
表二、人面蜘蛛(*N. pilipes*)行爲反應說明

定義	蜘蛛行爲反應	代表顏色
無反應	實驗器材觸網 60 秒後，蜘蛛安懸中央絲無動於衷。	
躊躇反應	實驗器材觸網 60 秒內，蜘蛛於中央絲，以步足四處勾網測試，並無前進或避逃動作。	
獵捕反應	實驗器材觸網 60 秒內，蜘蛛往振源方向前進採獵捕動作	
逃離反應	實驗器材觸網 60 秒內，蜘蛛向振源之反方向逃離。	

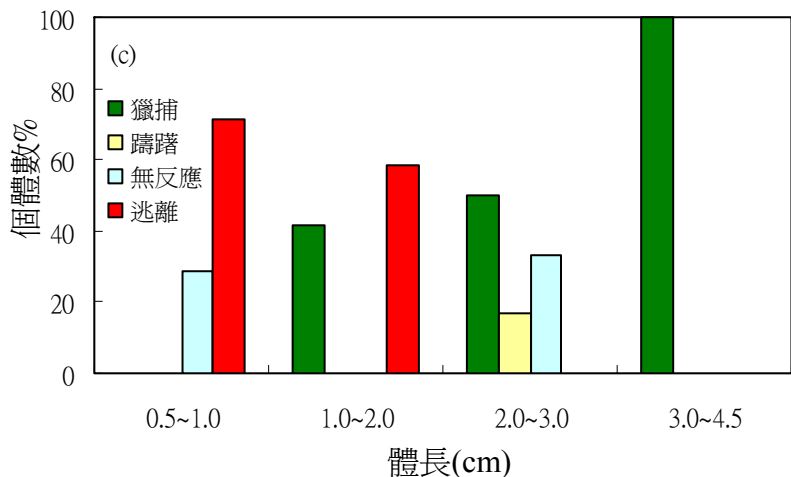
振幅為 2.5cm 時，不同體長的蜘蛛與捕食行為反應間，隨著蜘蛛體長增加，其獵捕反應比例增加，如圖二十八(a)，但仍會引起 0.78cm 以下的小蜘蛛逃離反應 ($\chi^2=23.16$, $df=9, p<0.05$)。



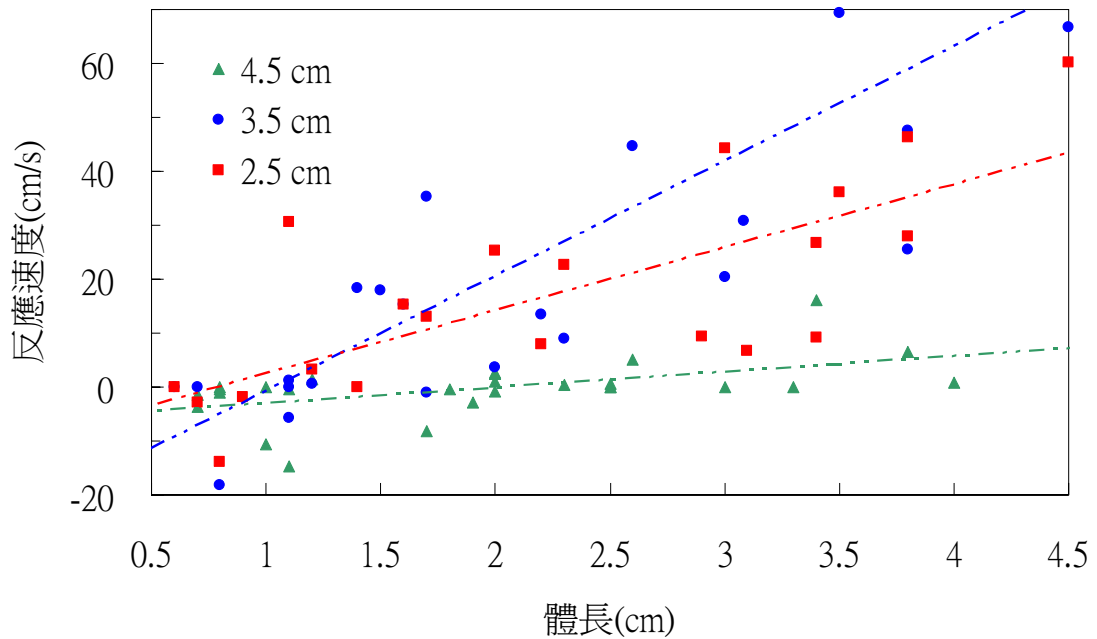
圖二十八(b)振幅 3.5 cm 時出現獵捕反應比例較高，且不同體長的蜘蛛與捕食行為反應間有差異，惟會有逃離反應的蜘蛛體長稍有增加，約 1.03cm 以下 ($\chi^2=21.06$, $df=9, p<0.05$)。



圖二十八(c)振幅為 4.5 cm 時，不同體長的蜘蛛，明顯有不同的行為反應，體長在 2 cm 以下者，出現逃離反應的個體比例較高，可見振幅 4.5 cm 所產生的振動，對 2cm 以下的小蜘蛛略嫌過大，造成驚嚇反應 ($\chi^2=28.12$, $df=9, p<0.05$)。



圖二十八、人面蜘蛛(*N. pilipes*)對不同振幅的行為反應(a)振幅 2.5 cm(b)振幅 3.5cm(c)振幅 4.5cm。



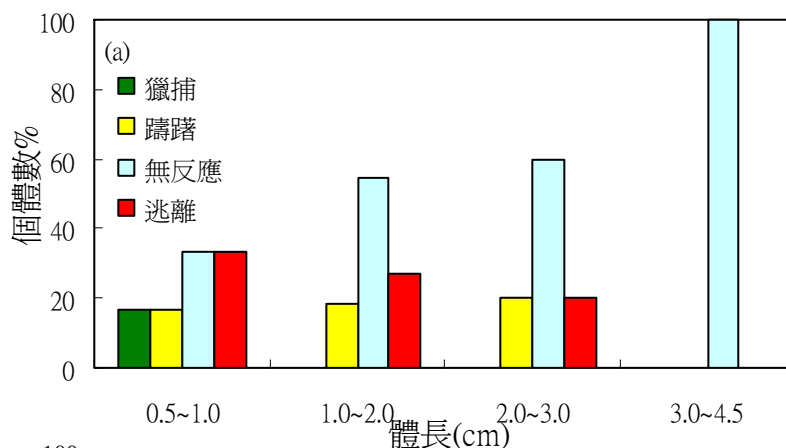
圖二十九、人面蜘蛛(*N. pilipes*)不同振幅刺激下，捕獵反應速度與體長變化之迴歸。

本實驗再以不同體長的蜘蛛與反應速度進行綫性迴歸，以瞭解各種振幅下，蜘蛛體長與反應速度有無關聯，並求出各振幅下，會使蜘蛛有逃離反應的臨界體長(即截距)。從圖二十九中可知，振幅 3.5 cm 會隨著體長增加反應速度明顯增快 ($F=37.65, P<0.05, R^2=0.63$) 其次為 2.5 cm ($F=23.40, P<0.05, R^2=0.55$)，而 4.5 cm ($F=9.66, P<0.05, R^2=0.29$) 反應速度與體長變化的相關性較小。

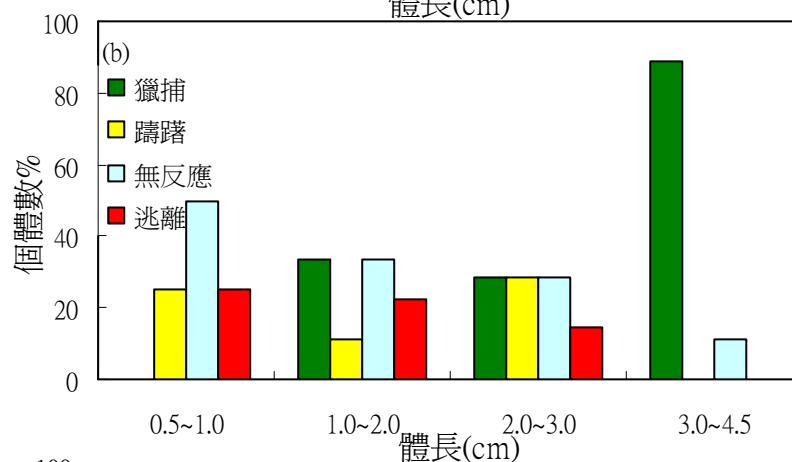
從迴歸圖的截距看出，當振幅為 4.5 cm，體長 2.03 cm 以下的蜘蛛開始有逃離反應，振幅為 3.5 cm 時，體長 1.03 cm 以下的蜘蛛開始有逃離反應。至於 2.5 cm 的振幅，體長 0.78 cm 以下的蜘蛛開始有逃離反應，亦即會逃離的蜘蛛體長隨振幅之減少而稍有降低。

(二)利用簡單機械振動產生不同頻率觸網，觀察不同體長的蜘蛛行為反應，結果顯示：

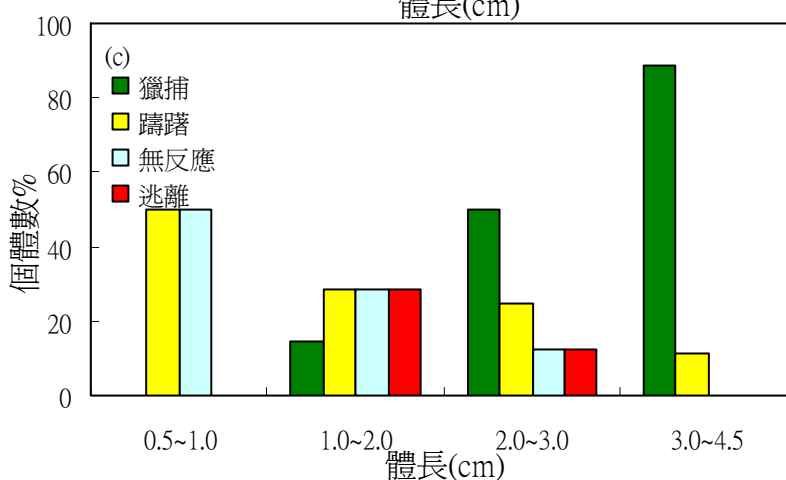
頻率在 1 Hz時，蜘蛛並沒有明顯的獵捕反應，如圖三十(a)，因此，1 Hz 的頻率振動，對蜘蛛而言可能大低了 ($\chi^2=11.31$, $df=9$, $p=0.25$)，未呈顯著差異。



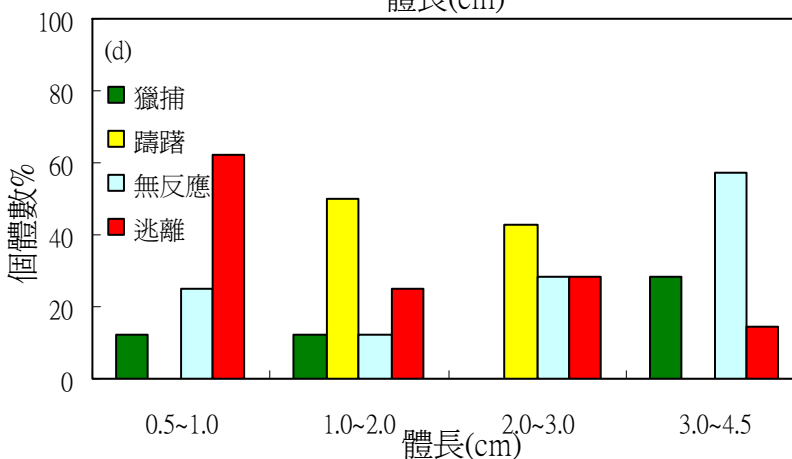
頻率在 50 Hz時，蜘蛛反應明顯增強了，如圖三十(b)，惟不同體長間行為反應無明顯差異 ($\chi^2=16.05$, $df=9$, $p=0.07$)。



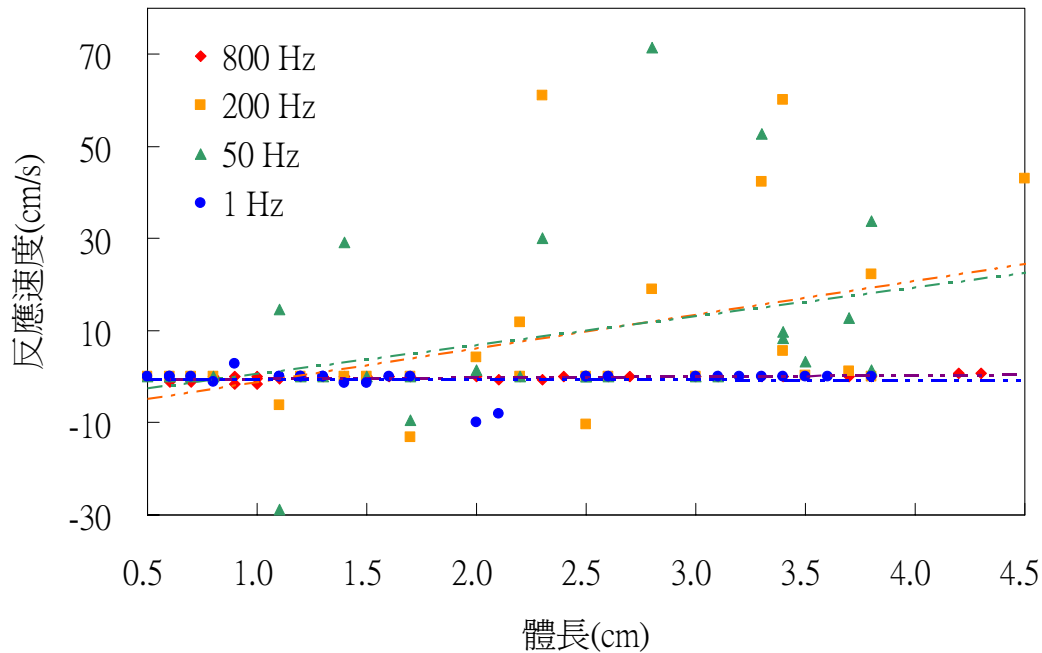
頻率在 200 Hz時，從圖三十(c)中可看出，蜘蛛體長超過 2 公分以後，獵捕反應的比例增高為 75%，($\chi^2=19.83$, $df=9$, $p<0.05$)，呈顯著差異。



頻率在 800 Hz時，從圖三十(d)中可知，愈小隻逃離反應愈高，愈大隻不反應的比例愈高，體型中等者，躊躇的反應最多 ($\chi^2=17.84$, $df=9$, $p<0.05$)，呈顯著差異。



圖三十、蜘蛛對不同頻率振盪之行為反應,(a)頻率 1Hz,(b)頻率 50Hz,(c)頻率 200Hz,(d)頻率 800Hz。

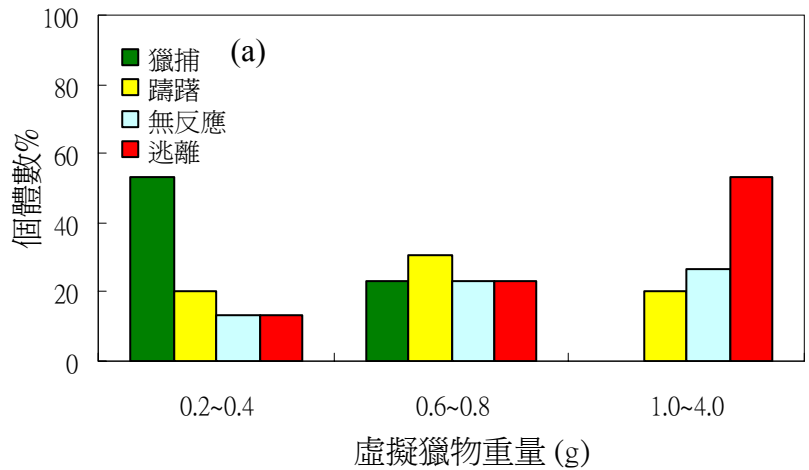


圖三十一、人面蜘蛛(*N. pilipes*)不同頻率刺激下，捕獵反應速度與體長變化之迴歸。

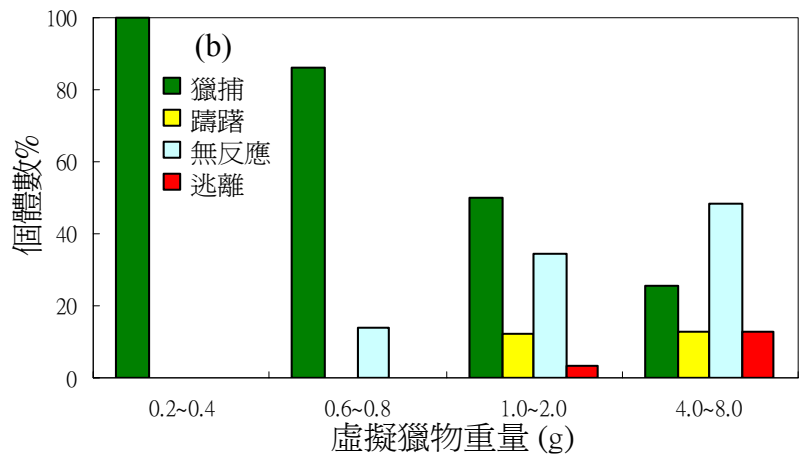
當振幅固定，不同的頻率會引起蜘蛛不同的行為反應，但頻率 1Hz($F=0.03, P=0.87, R^2=0.001$)及 50Hz($F=4.25, P=0.049, R^2=0.16$)時，蜘蛛體長與反應速度沒有明顯相關，頻率 200Hz($F=6.38, P<0.05, R^2=0.20$)及頻率 800Hz($F=14.55, P<0.05, R^2=0.34$)時，蜘蛛的體長與反應速度有相關，只是迴歸趨勢線斜率相當低(800Hz幾乎為 0)，可見不同體長的蜘蛛對於不同頻率的接受度並無明顯差別，且其整體逃離反應比例並不明顯，因此，頻率雖為蜘蛛判斷有無獵物重要因素，惟並非蜘蛛判斷有無敵人的重要因素，另從實驗觀察中發現有感振動須超過 4Hz，蜘蛛才會有捕獵反應。

(三)將簡單機械振動施加於載重網上，觀察不同體長的蜘蛛行為反應

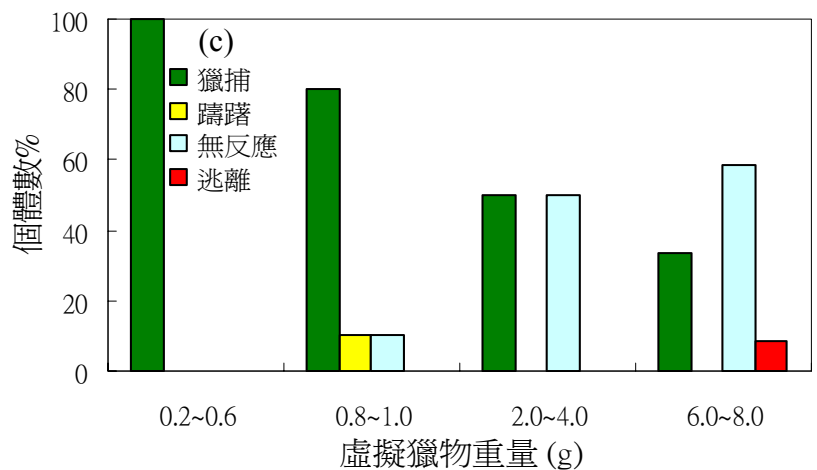
從圖三十二(a)可知，對於體長 1.2 至 2.5cm間的蜘蛛，隨著重量的增加，逃離反應比例有增加趨勢 ($\chi^2=16.47, df=9, p<0.05$)，呈顯著差異。



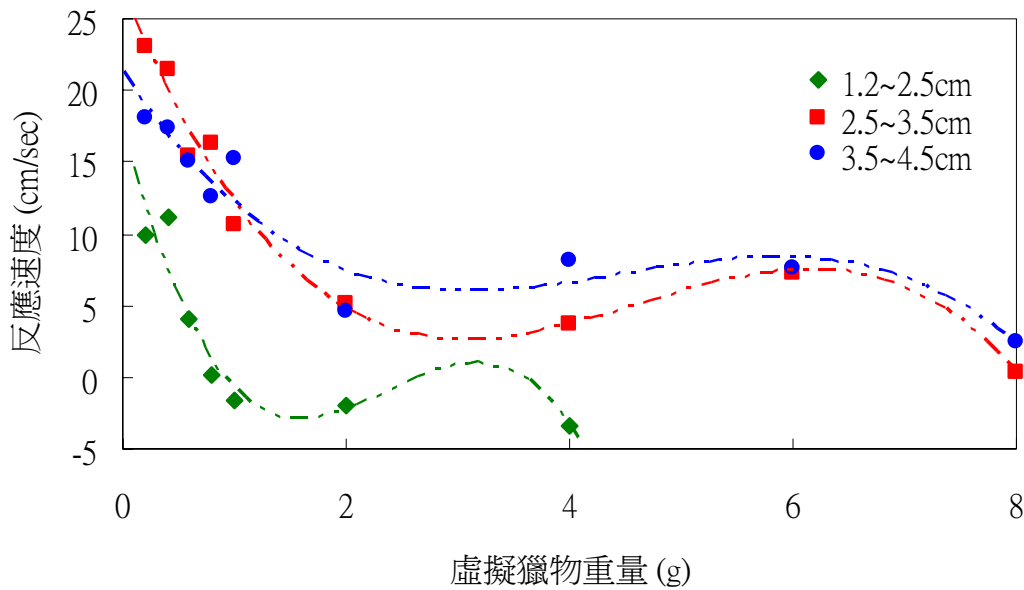
從圖三十二(b)可知，對於體長 2.5 至 3.5cm間蜘蛛，隨著重量的增加，獵捕及整體逃離反應比例明顯減少， ($\chi^2=53.68, df=9, p<0.05$)，呈顯著差異。



從圖三十二(c)可知，對於體長 3.5 至 4.5cm間蜘蛛，隨著重量的增加，獵捕反應比例明顯減少 ($\chi^2=26.01, df=9, p<0.05$)，呈顯著差異。



圖三十二、人面蜘蛛(*N. pilipes*)不同重量之振盪源行為反應(a)體長 1.2-2.5 cm(b)體長 2.5-3.5cm(c)體長 3.5- 4.5cm。



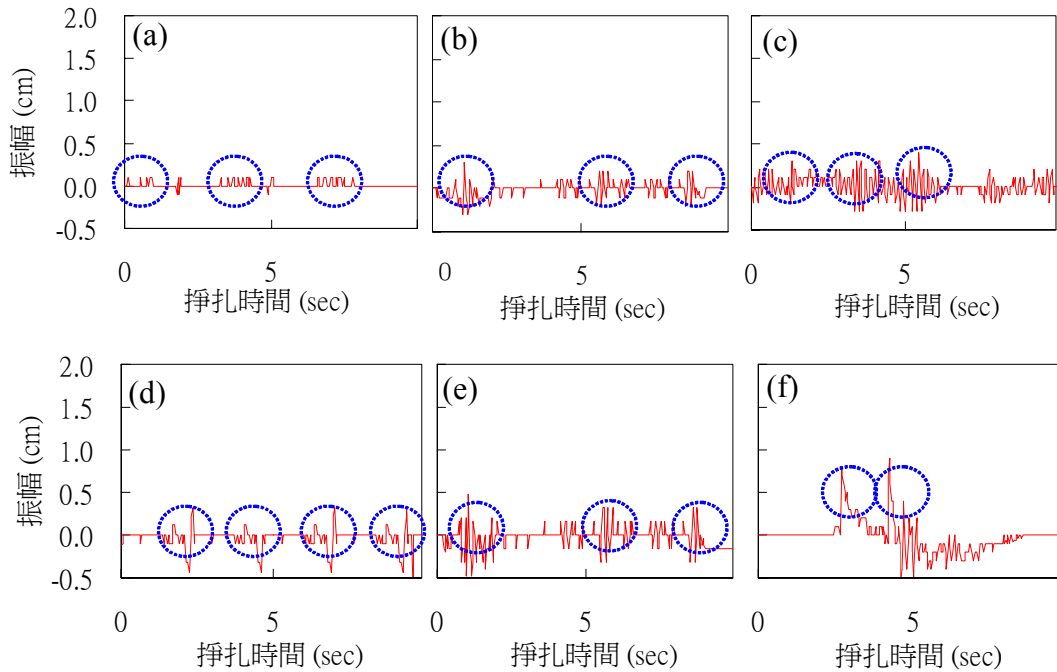
圖三十三、人面蜘蛛(*N. pilipes*)在不同振源重量刺激下，捕獵反應速度與體長變化之迴歸。

以獵物的重量與蜘蛛反應速度作三次方迴歸，兩組體長 3.5-4.5cm($F=15.28, P<0.05, R^2=0.91$)及 2.5-3.5cm($F=13.45, P<0.05, R^2=0.98$)的蜘蛛反應速度，與重量明顯有三次方的相關，體長 1.2-2.5cm ($F=5.26, P=0.07, R^2=0.91$)幾乎成三次方相關，探究其原因，係人面蜘蛛捕食獵物的重量大部分落在微量區。超過微量區初期(0.2-1g)，蜘蛛仍有捕獵行為，但開始有所顧忌。因此，其反應速度隨獵物重量增加有明顯下降趨勢，直到平衡區後(1-8g或 1-4g)，蜘蛛通常會邊扯網邊慢步前行(偶而有逃離反應)。因此，在該重量區間之平均反應速度大致維持一定，不再增減，惟獵物重量超過平衡區，推測可能造成蛛網彈性疲乏，人面蜘蛛會有顯著的逃離反應，因而，其反應速度出現急速下降趨勢。

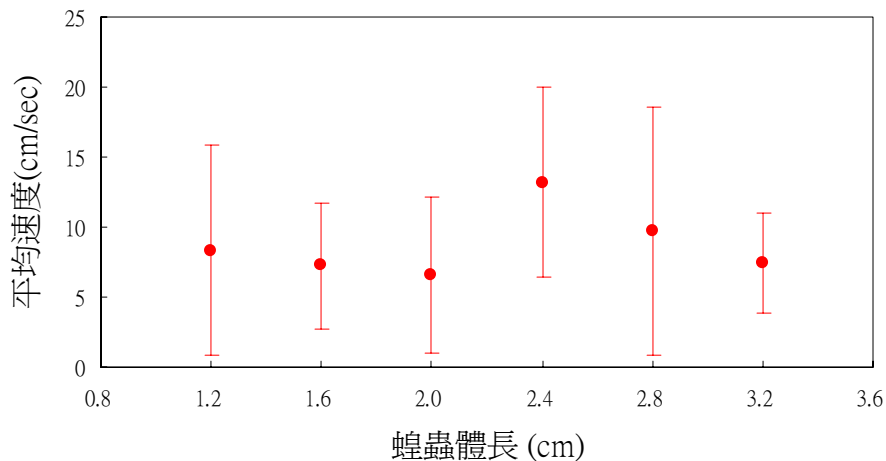
振幅和頻率固定，不同的重量會引起蜘蛛不同的行為反應，且相同體長的蜘蛛會因重量的增加，捕獵反應有趨緩及逃離反應增加的情形，然而除非獵物過重使網發生彈性疲乏或斷裂，蜘蛛逃離反應比例並不多，所以在其彈性限度以內的獵物重量並非蜘蛛判斷敵人的重要因素，經實驗統計，重量約超過其體長之 2(g/cm)倍，蜘蛛才會有逃離反應。

九、分析獵物被蛛網困住後，掙扎振動之波形

(一)分析同種類不同體長之昆蟲，在網上掙扎振動之波形，結果如圖三十四。



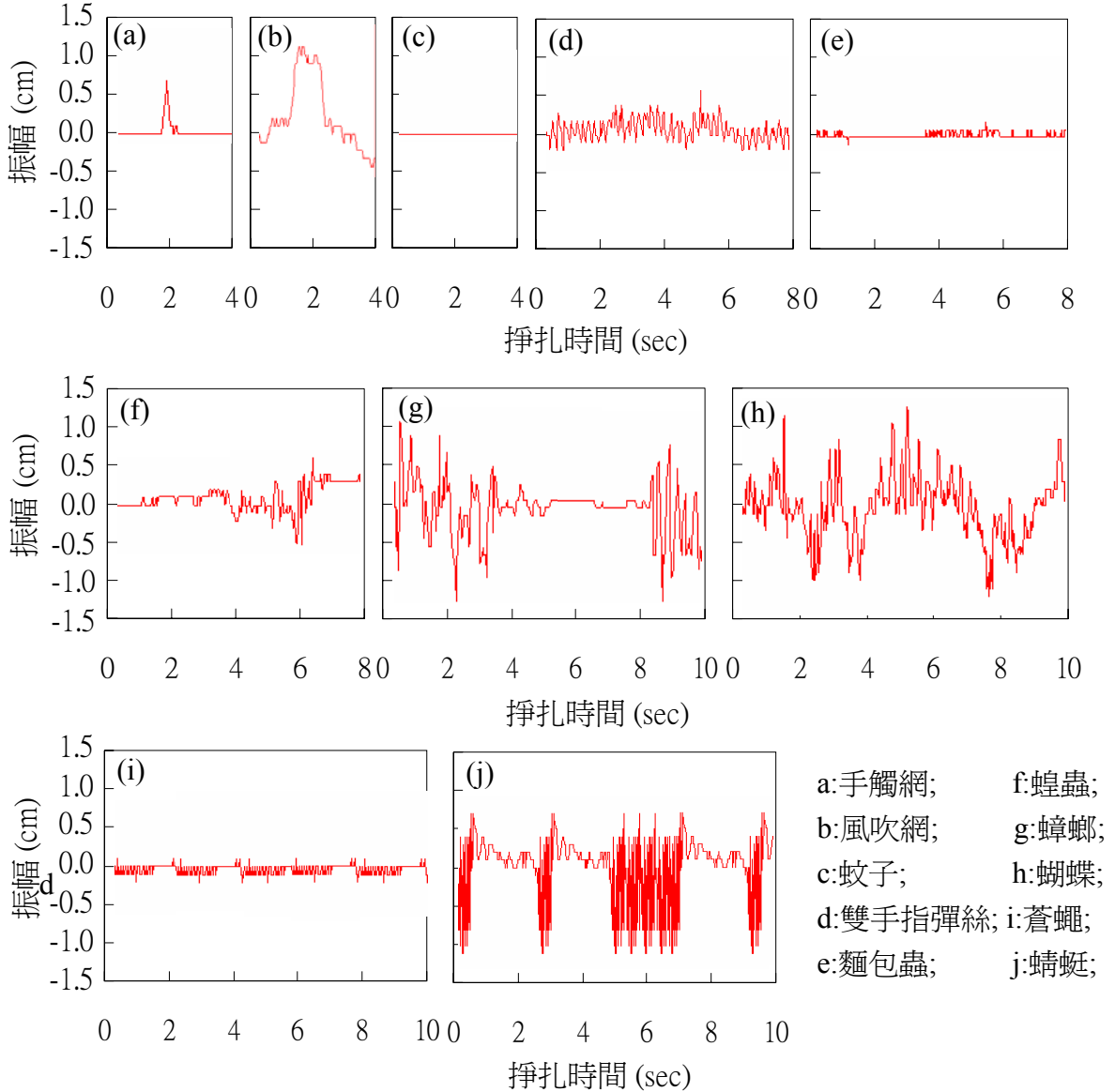
圖三十四、不同體長的蝗蟲在人面蜘蛛(*N. pilipes*)網上掙扎所產生之代表性波形，蝗蟲體分別為(a)1.2 cm(b)1.6 cm(c)2.0 cm(d)2.4 cm (e)2.8 cm(f)3.2 cm。



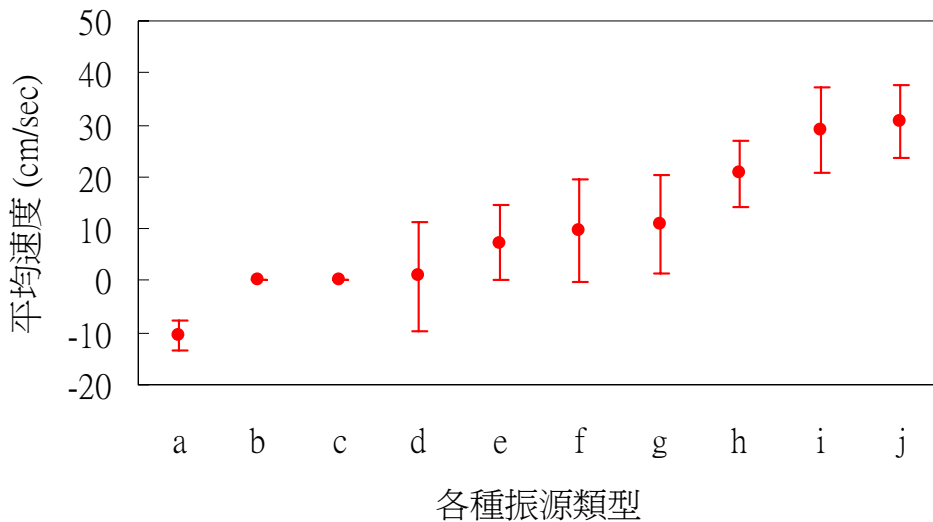
圖三十五、人面蜘蛛(*N. pilipes*)捕獵不同體長蝗蟲的反應速度。

將體長 1.2 至 3.2cm 不等的蝗蟲(附圖九)置於網上，藉影像處理技術所得，如圖三十四，其不同波形可知，不同大小的蝗蟲，其在網上掙扎產生之波形，除了其最大振幅會隨著體長的增加而變大以外($R^2=0.96$, $F=112.95$, $P<0.05$)，其波形及脈衝變化並無明顯的不同，均屬於間斷式急促脈衝之振動。將各種體長之蝗蟲置於網上，紀錄蜘蛛捕獵速度，發現其捕獵反應與獵物之身長大小並無太大關聯性，如圖三十五。可知，同種類不同大小的獵物(須大於 1cm 以上)，雌成蛛對其接受度並無不同。

(二)分析不同種類之振源，在網上造成之振動波形及其生物意義，結果如圖三十六。



圖三十六、不同種類獵物，在人面蜘蛛(*N. pilipes*)蛛網上造成之振動波形。



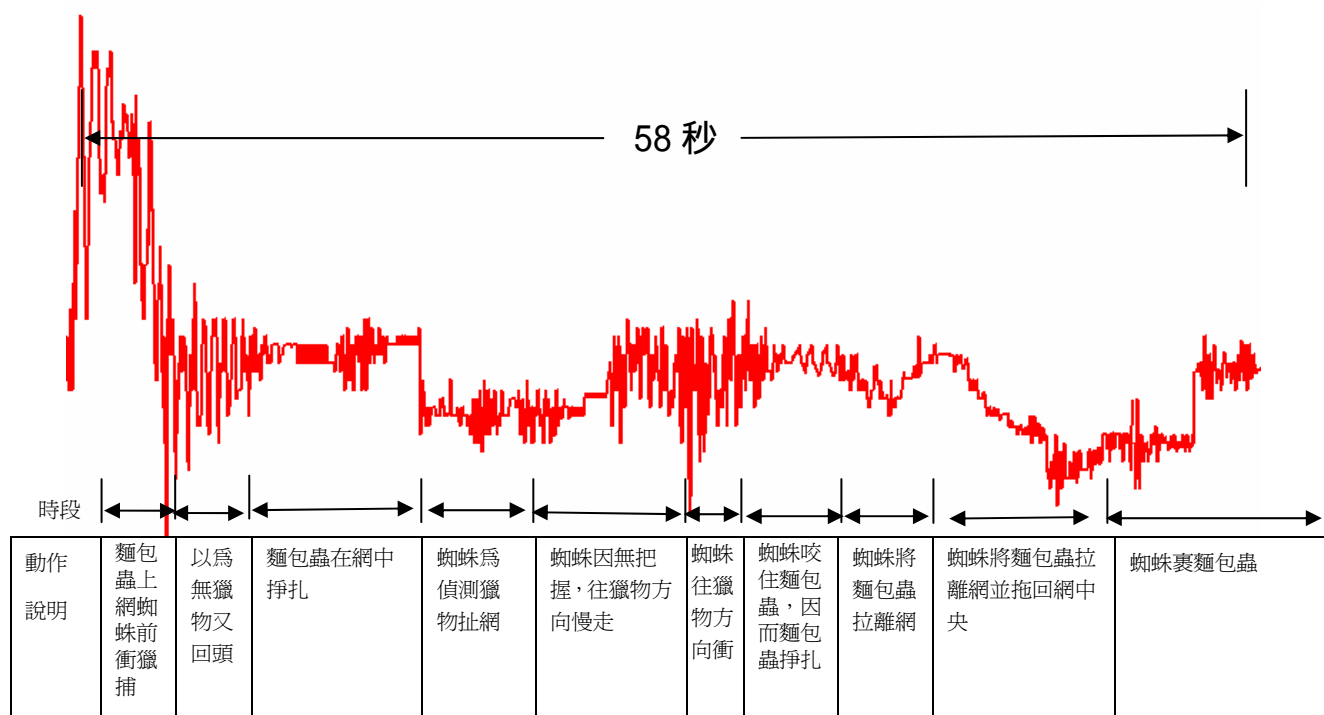
圖三十七、人面蜘蛛(*N. pilipes*)對不同波形振源所產生反應速度。振源分別為 a: 手觸網; b: 風吹網; c: 蚊子; d: 雙手指彈絲; e: 麵包蟲; f: 蝗蟲; g: 蟑螂; h: 蝴蝶; i: 蒼蠅; j: 蜻蜓。

- 1.單脈衝振盪(如圖三十六中的 a)：當以徒手輕觸網時，蜘蛛會馬上避逃，從影像處理所得結果知，手觸網會在蜘蛛網上產生單頻振盪，在自然環境裏，產生單頻振盪的獵物其體型必較大，再者，大型物體或大樹枝切網時，也會產生這樣的振盪，因此，蜘蛛產生逃離反應是可以理解的。
- 2.無明顯脈衝振盪(如圖三十六中的 b,c)：微風吹在網上，並不會使網急促振盪，因此，本實驗分析出，風在網上的振盪乃是需於無明顯脈衝的振盪，這樣的振盪對蜘蛛而言，代表的乃是安全無風險的訊號，牠可以安心的停留在網上，等待捕獵；至於蚊子，由於體重過小，在雌性成蛛網上，除了會拉扯黏性絲以外，並不會使放射絲產生振盪，所以蜘蛛根本不知道其存在，難怪在野外，常會在人面蜘蛛網上看到蚊子的乾屍掛在網上未被蜘蛛處理。
- 3.低頻振盪(如圖三十六中 d)：實驗過程中，曾經以雙手指交互彈觸網邊，結果蜘蛛會跑來捕獵，從影像分析看出，這種振盪頻率約為 4hz，可見只要達到該頻率，就可以讓蜘蛛有捕獵反應。然而有時蜘蛛仍會有避逃反應。
- 4.蠕動式低頻振盪(如圖三十六中的 e)：本實驗以麵包蟲置於網上，蜘蛛有捕獵反應，且在捕獵前均有扯網行爲，這種能產生蠕動振盪的，自然環境中仍不在少數，如毛毛蟲等。
- 5.間斷式急促脈衝(如圖三十六中的 f,g)：對於會有跳躍行爲的昆蟲，如蝗蟲蟋蟀等，當牠們落在網上時，常會產生間斷式急促脈衝，從圖三十七 可知，其標準差明顯比其他的獵物大，因為蝗蟲落網並非馬上跳躍，而是經過一段時間後才會有跳躍行爲，當牠大力一躍，蜘蛛馬上測知並快速衝來捕獵，至於蟑螂從圖三十七中可知雖無明顯有間斷脈衝，然而其掙扎力道也不小，同樣會造成急促脈衝，只是在自然環境裏，蟑螂會落在網上的機會不多。
- 6.連續急促多脈衝(如圖三十六中的 h)：蝶類在網上則會產生連續急促多脈衝，在相同體長下，其產生之振幅也會比其它昆蟲大，且其脈衝急而不間斷，因此，蜘蛛之平均反應速度明顯相對較快，且其標準差亦比間斷式脈衝來得小，如圖三十七所示。
- 7.高頻振盪(如圖三十六中的 i,j)：對於蒼蠅蜻蜓等昆蟲，由於其在網上的振盪頻率相對較高，因此蜘蛛的反應也最快。

從圖三十五可知，雌成蛛對於同種類不同大小的獵物（蝗蟲）之捕獵反應速度並無差異，因為獵物所產生振盪其波形模式一樣，且其振幅乃在雌成蛛捕獵範圍內，故其反應未有明顯差異。從圖三十六可看出，雌成蛛對於手觸網所產生的單脈衝振盪會避逃，對於如風吹網所產生無明顯脈衝之振盪無反應，對於雙手指交互彈絲造成之低頻振盪稍有反應，麵包蟲所產生之蠕動式振盪其捕獵反應稍有增加。蝗蟲及蟑螂間斷式急促振盪，雖平均反應增加了，但其標準差最大，主要其掙扎係間斷性，間斷期間會使蜘蛛無法快速測知，對於蝴蝶之連續性急促性脈衝，反應非常明顯，且其標準差較低，表示幾乎蝴蝶一上網蜘蛛立即衝過去，至於引起雌成蛛反應最明顯的獵物，應是高頻振盪的蜻蜓及蒼蠅等獵物。

(三)分析人面蜘蛛捕食過程，網振動之波形

隨著時間遞移，人面蜘蛛完整捕獵麵包蟲蛛絲振動速度變化如圖三十八所示。



圖三十八人面蜘蛛(*N. pilipes*)捕獵麵包蟲過程蛛網振動波變化紀錄。

十、釐清人面蜘蛛捕獵行為與決策的交互關係。

本實驗一系列研究結果，歸納出人面蜘蛛捕食決策機制繪圖三十九，其主要有四階段如下並

(一)確定有無獵物

當蜘蛛網上有振源產生，由於蜘蛛網非常纖細，環境只要有些微擾動，均會使網產生明顯振盪，人面蜘蛛會根據振源之波形判斷，該振源為背景波，如風引起之振盪為無脈衝之振盪，並不能引起蜘蛛反應；至於振盪不明顯時，人面蜘蛛將會扯網，扯網後如果有阻尼回饋振盪產生，蜘蛛將明白有獵物在網上。

(二)辨別敵人或獵物

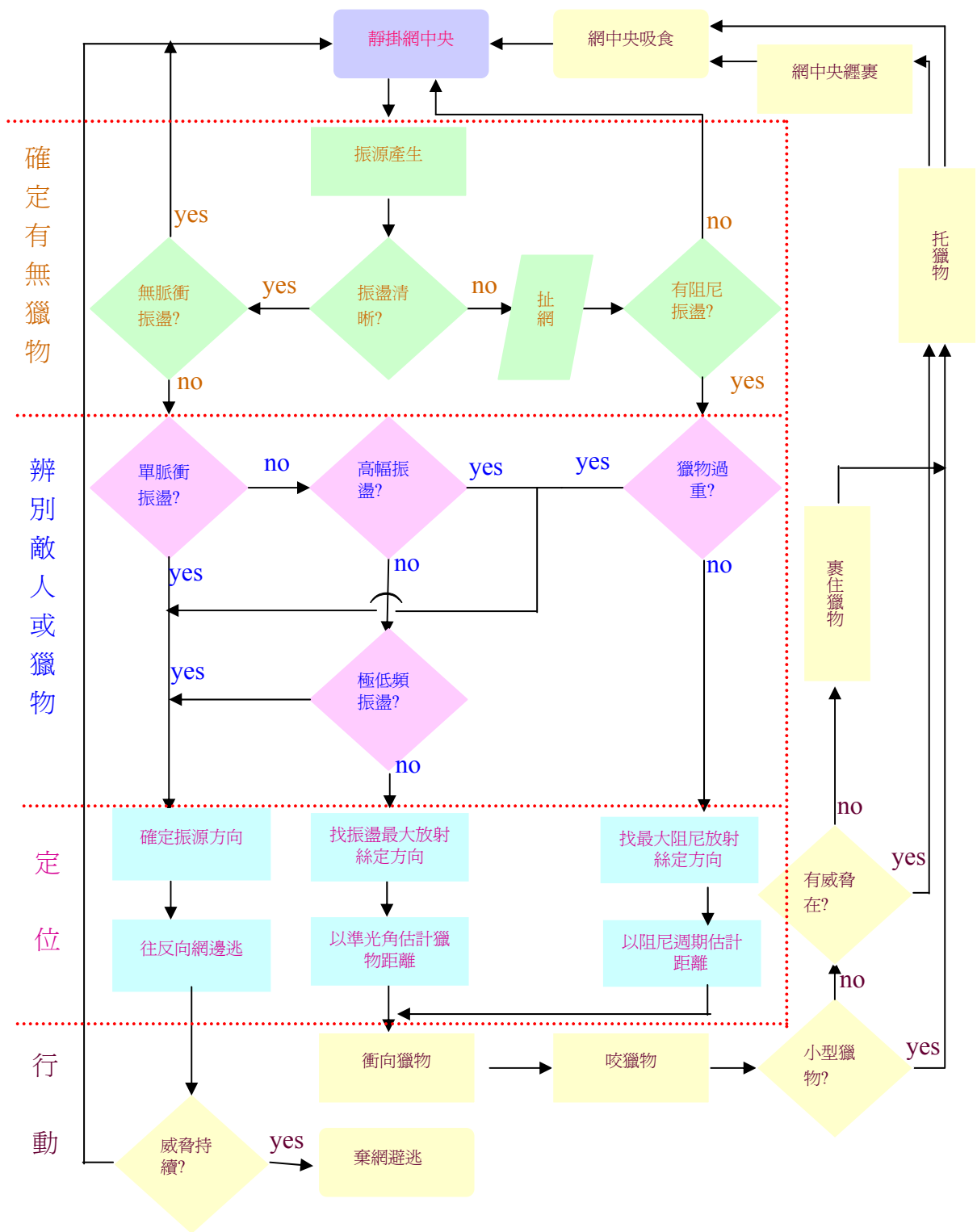
蜘蛛確定網上有明顯非背景振源後，牠會藉振源之頻率、振幅、波形來判斷該振源是敵人或獵物，一般而言蜘蛛喜歡高頻、低幅、多脈衝振盪，對於高幅低頻單脈衝振盪，牠通常會有逃離反應；至於蜘蛛藉由扯網，能偵測出獵物輕重，獵物過重時蜘蛛會有逃離反應。

(三)定位

確定有獵物後，蜘蛛會藉腳勾偵測各放射絲所傳遞之振盪，並找尋具有最大振盪之放射絲，該絲即為獵物所在位置，並藉由第二對步足因振盪所產生位移之準光角，判斷獵物之遠近；如振盪不明顯，牠會藉不斷扯網，所產生之阻尼振盪週期以判斷獵物之遠近。

(四)行動

定位之後，蜘蛛馬上會採取行動，若是敵人牠會逃離，若是獵物牠會採取獵捕行動。即採取衝、咬、裹、拖、吸等行動。



圖三十九、人面蜘蛛(*N. pilipes*)捕食機制流程圖。

伍、討論

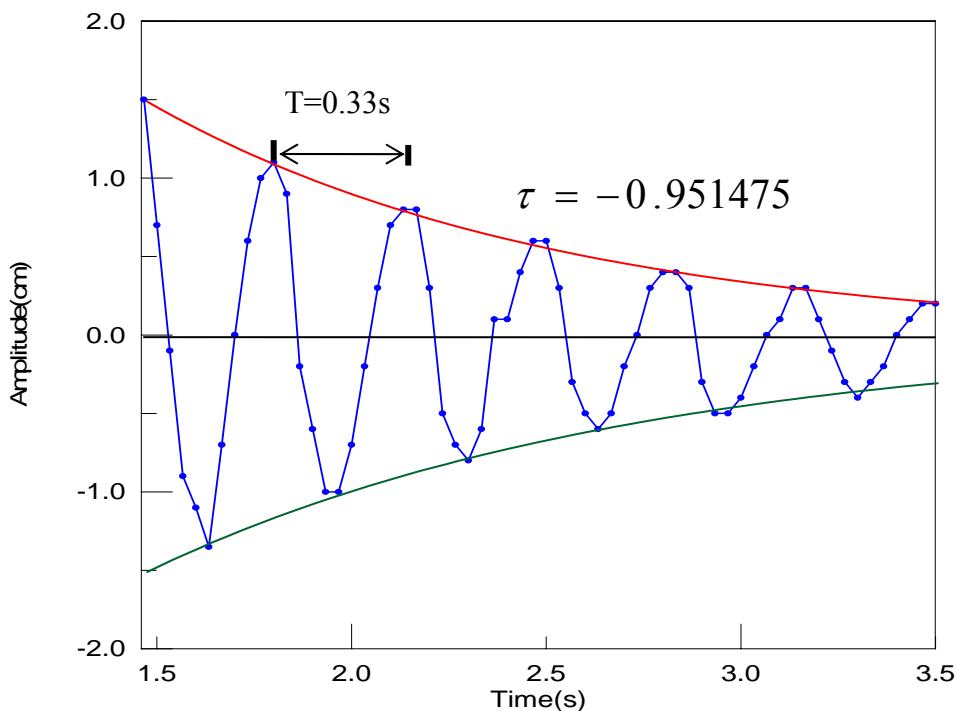
一、人面蜘蛛視覺在覓食過程中所扮演角色之探討

從日間或晚間蜘蛛均能成功的捕食，經 pair-T-test 檢定結果，蜘蛛在日和夜間的捕食速度並無顯著差異，可知人面蜘蛛並不需要藉視覺來捕食。在色紙阻隔捕食測試中，蜘蛛直衝至色紙前，其視覺確實不靈敏。“蜘蛛多半是靠觸覺感知狀況，牠們靠著分布在纖細腿上數量多達 3000 名為裂縫感覺器(slit sensilla)的振動感覺器”(理察·康尼夫, 2001),如圖三、四“蜘蛛網被視為蜘蛛感覺中樞的延伸”(Foelix, 1996)“蜘蛛網便是蜘蛛的眼、耳、喉舌、手指”(Jean George, 1977)。

二、扯網的阻尼振盪係蜘蛛偵測網上有無獵物的重要機制

(一)阻尼振盪(damped oscillation)模型

當獵物無掙扎時，蜘蛛只能靠扯網使獵物產生阻尼振盪，藉以測知獵物的存在，而獵物重量相當小時，並不能在網上產生阻尼振盪，惟有獵物的重量增加到足能產生阻尼振盪，才能讓蜘蛛感覺出其存在。換句話說，我們若能找出振盪成立的條件(即產生阻尼的臨界重量)，就能了解為何蜘蛛藉由扯網可得到獵物的相關訊息，作為捕獵決策的參考，從而釐清其產生的物理機制。



圖四十、人面蜘蛛(*N. pilipes*)扯網阻尼振盪物理模型

從分析圖十九之波形，可知該圖形係屬一週期性振盪，振幅會隨時間的增長而衰減。由於振幅與能量直接相關，若振幅減少則代表能量相對耗散。由圖四十可看出其趨勢呈自然指數衰減，我們假設其受到的阻力正比於振動速度，並與重力作用方向相

反與絲的彈力同方向，則作用在網上的力可寫成

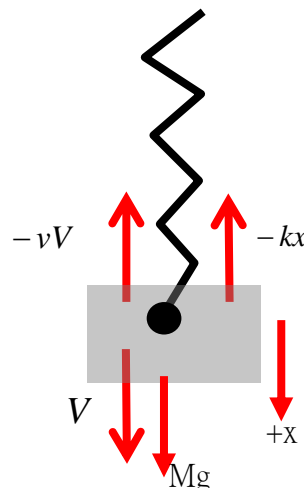
$$mg - v \frac{dx}{dt} - kx = M \frac{d^2x}{dt^2} \quad (1)$$

由於蜘蛛絲的質量過小，可視蛛網的質量近似為0，則公式(1)可改寫成(2)

$$m \frac{d^2x}{dt^2} + v \frac{dx}{dt} + kx = 0 \quad (2)$$

此乃為阻尼振盪特徵方程式，其中若是 $(\frac{v}{2m})^2 < \frac{k}{m}$ ，則振盪成立， x 的解可寫為(3)

$$x = A_0 e^{(-v/2m)t} \cos(\sqrt{\frac{k}{m} - (\frac{v}{2m})^2}t) \quad (3)$$



圖四十一、阻尼振盪物理模型。

x : 獵物位移 V : 振盪速度
 k : 彈性系數 v : 阻力常數
 M : 獵物質量 m : 網的質量

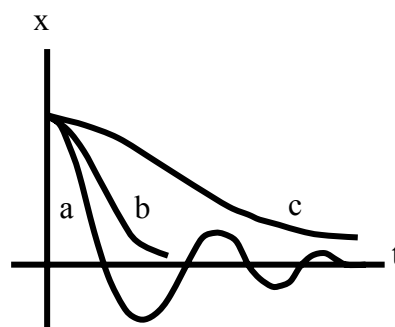
並且我們可由振盪頻率瞭解獵物在做阻尼振盪時不同之振盪程度，

$$\text{振盪頻率 } \omega' = \sqrt{\frac{k}{m} - (\frac{v}{2m})^2} \quad (4)$$

若 $4mk - v^2 > 0 \Rightarrow m > \frac{v^2}{4k} \Rightarrow$ 具實數解，具振盪情形，如圖四十二(a)。

若 $4mk - v^2 < 0 \Rightarrow m < \frac{v^2}{4k} \Rightarrow$ 不具實數解，不具振盪運動情形，如圖四十二(c)。

若 $4mk - v^2 = 0 \Rightarrow m = \frac{v^2}{4k} \Rightarrow x = A_0 e^{(-v/2m)t}$ 為指數衰減，不具振盪運動情形如圖四十二(b)。



圖四十二、阻尼振盪圖解

(二)人面蜘蛛網上阻尼振盪之臨界值

由於一張網的 v 與 k 為固定常數，所以可知獵物的重量必須大於一定的值，人面蜘蛛扯網才會產生阻尼振盪。以離網 20cm 處獵物 4g 的扯網波形圖二十二為例，藉由找出 $\tau = -0.951475$ ，可知 v 值，又週期為頻率的倒數可以得到 ω' ，進而算出 k 值。則我們可以理論的計算出值 $\frac{v^2}{4k}$ ，得到人面蜘蛛在離網 20cm 時，可以探測出最小的獵物為 0.025g 如圖二十二。

本實驗既由理論推導產生阻尼振盪的最小重量為 0.025g，因此，Barth 於 1982 年提出假設，圓網蜘蛛能藉由扯網偵測出 0.05g 重獵物，應是正確的，不過由實驗結果如圖二十三可知，蜘蛛能偵測出的最小重量，須視獵物落網地點離網中央（蜘蛛所在地點）遠近而定，當獵物越近時，其臨界重量可越小，並隨獵物距離增加，其阻尼臨界值越大，亦即當獵物落網地點離蜘蛛越遠，則獵物重量須加大後，蜘蛛才能測知。

三、人面蜘蛛捕食機制及決策分析

本實驗將一系列研究結果歸納出人面蜘蛛捕食機制及決策討論如下：

(一)振源的振幅

1、振源的振幅過大(4.5 公分)會驚嚇小蜘蛛

以振盪器分別調整不同振幅觸網的實驗結果得知，當振幅在 3.5 公分時，實驗中，如圖二十九可知體長在 1.03 公分以下，會有明顯的避逃反應，體長超過 1.03 公分以上的蜘蛛，則明顯有獵捕反應，且隨著體長的增加，蜘蛛的反應會有越來越強的趨勢，惟與小振幅的實驗作比較，清楚可見蜘蛛的總體反應，在大振幅時的反應較差，因此，振幅太大會使蜘蛛認為是敵人而驚嚇。

2、振源的振幅小時(2.5 公分)較能引起小蜘蛛獵捕反應

當振幅在 2.5 公分時，有避逃反應的蜘蛛體長明顯下降，即 0.78 公分以下的蜘蛛才會避逃，惟相較於大振幅，蜘蛛的總體反應加強了，只是在振幅 2.5 公分時，蜘蛛反應強度與體長變化關聯性較小。

3、振幅的大小是蜘蛛判斷獵物或敵人的重要因素

綜合比較不同振幅的實驗，發現隨著振幅的減小，蜘蛛的總體反應增強，亦即太大振幅，蜘蛛不喜愛甚致會害怕；而振幅調整在 3.5 公分、2.5 公分時，其反應強度與體長成正相關，亦即大型蜘蛛對大的振幅較有反應。但當振幅在 4.5 公分，其反應強度與體長無關聯，顯示蜘蛛適應獵物的振幅有一定範圍，因此，振幅的大小的確是蜘蛛判斷獵物或敵人的重要因素。

(二)振源的頻率

1、蜘蛛對低頻率(1 赫左右)的振動較無反應

在函數波產生器調整頻率為 1 赫，發現所有不同體長的蜘蛛都無反應，可見太低頻率的振動，是引不起蜘蛛反應的，其原因很簡單，並沒有任何的昆蟲或小動物，陷在網上會以 1 赫的頻率掙扎，據經驗判斷，這樣的低頻率並不是獵物。

2、蜘蛛對高頻率(但不能太高如超過 800 赫)的振動較有反應

當函數波產生器調整頻率為 50 及 200 赫時，其獵捕反應明顯增強，如圖三十(b)(c)因此，很明顯蜘蛛喜愛高頻率振動，這種現象極易理解，頻率越高表示獵物掙扎越厲害，在網上掙扎厲害的動物，對蜘蛛而言，是弱者、美味更是獵捕的好對象。

3、不同體長蜘蛛對不同頻率的振動反應並無分別

從圖三十可知，頻率不論是固定在 1、50、200 或 800 赫，蜘蛛的反應強度與其體長不是無關聯就是斜率極低，亦即不同體長的蜘蛛對頻率的好惡並無分別，並不會有小蜘蛛喜歡小頻率或大蜘蛛喜歡大頻率的情形，不同於前項實驗中，蜘蛛對不同振幅的反應。

4、振動頻率的大小是蜘蛛判斷有無獵物重要因素

當頻率為 1 赫時，蜘蛛無反應，增強為 50 赫時，蜘蛛有明顯反應，再增強為 200 赫時，總體反應又增強，直至 800 赫時，反應明顯減弱，因此，振動頻率也是蜘蛛判

斷獵物的重要因素。

(三)獵物的重量

- 1.人面蜘蛛對於不同重量的獵物會有不同的行為反應，其獵捕行為會隨獵物重量增加而趨緩，同時增加避逃反應情形。惟在彈性限度內之獵物重量，尚非人面蜘蛛判斷敵人或獵物的重要因素。
- 2.至於人面蜘蛛係如何感知獵物重量，從阻尼振盪實驗中得知，不同重量的獵物在網上，雖與蜘蛛保持相同距離，仍會有不同阻尼週期如圖二十六，且隨重量增加週期有增長趨勢，其原因係較重獵物會造成阻尼振盪延滯，該延滯傳遞到蜘蛛腳勾後，將使蜘蛛有沉重感，藉此，使其感知獵物之不同重量。
- 3.另外當獵物重量落於微量區間時如圖二十三，扯網所造成之阻尼振盪次數，隨獵物重量之增加有遞增現象，蜘蛛藉由感知振盪週期次數，而感知微量獵物之不同重量。

(四)振源的波形

- 1.人面蜘蛛對急促連續多脈衝高頻率振幅的振動較有反應
從實際飼養觀察中得知，當蝴蝶上網時，人面蜘蛛總是毫無猶豫的往蝴蝶方向直衝，深怕蝴蝶避逃撲空，實驗中蜻蜓、蒼蠅、蝴蝶最能引起人面蜘蛛產生獵捕行為；仔細觀察蜻蜓在網上掙扎時，發現整個網抖動，振動相當明顯，其波形為急促連續多脈衝且相對高振幅之振動。可見蜘蛛原則上對高振幅、高頻率(急促)振動（此點與前項辨識獵物機制的實驗結果相同並相呼應）較有反應，振幅頻率越高，表示獵物掙扎越厲害，一方面讓蜘蛛容易偵測獵物所在位置，一方面乃在告訴蜘蛛上網獵物是弱者，可盡情的去獵殺吧！
- 2.間斷式脈衝或低振幅的振動，會引起蜘蛛「扯網」偵測行為
麵包蟲在網上的振動，乃低振幅間斷式脈衝的振動，從實際飼養觀察中，蜘蛛對麵包蟲上網，常有猶豫、偵察(扯網)的情形，與對蝴蝶之反應截然不同。
- 3.急促且單一脈衝的振動，會讓蜘蛛有避逃行為
每次以手觸網，都會讓人面蜘蛛有避逃反應，手觸網的振動乃是急促且單一脈衝的振動。這種振動模式，明顯與獵物上網掙扎不同，所有獵物的掙扎都會產生多脈衝的振動，單一脈衝的高幅振動，對蜘蛛而言就是大敵臨前，先逃為妙（本點與前項函數波產生器頻率調為 1 赫的實驗結果相同），惟當我們雙手用兩食指和中指交互輕拍網的邊緣絲時，居然能誘發蜘蛛前來捕獵，原因為這樣的輕拍能產生多脈衝的振盪（參影片檔）。
- 4.蜘蛛對於無明顯脈衝、無固定振幅頻率的擾動無反應
風的振動乃是無明顯脈衝，無固定振幅頻率的擾動，這樣的振動，蜘蛛可以輕而易舉知道，既不是敵人也不是獵物，不過是風吹的振動，所以不會讓牠有任何的行為表現。當然蜘蛛的腳勾非常的靈敏，些微的振動牠都偵測的到，而各種獵物的振動模式均不一樣，因此，蜘蛛經由不斷偵測和獵捕，依經驗判斷那種振動是那種獵物，因此對於

- 五、蜘蛛扯網產生阻尼振盪之獵物重量的臨界值，可藉由物理模型算出，且蜘蛛能偵測出的獵物最小重量，須視獵物落網地點離蜘蛛之遠近而定。
- 六、藉由偵測具最大振幅之放射絲，以確定獵物之方向。
- 七、藉由阻尼振盪之週期差，和獵物振盪於第二對步足位移所產生之準光角，以測知獵物的遠近。

柒、參考資料

- 李文貴 自然觀察圖鑑－蜘蛛 親親文化事業 台北市 p.184-185 民 91
- 理察·康尼夫 致命蜘蛛絲 國家地理雜誌 台北市 P.99 民 90
- 陳仁杰 台灣蜘蛛觀察入門 串門企業公司 高雄市 P.38-44 民 91
- 趙贊新 情人湖畔的網主---人面蜘蛛 第 41 屆全國科學展覽優勝作品專輯 台北市 民 90
- 趙依祈 一網情深---網住基隆情人湖人面蜘蛛的一生 第 43 屆全國科學展覽優勝作品專輯 台北市 民 92
- Jean George 自然界奇觀 讀者文摘遠東有限公司 香港 p.44-46 民 66
- Boys CV (1880) The influence of a tuning-fork on the garden spider. *Nature* 23:149-150
- Burgess WJ (1979) Web-signal processing for tolerance and group predation in the social spider *Mallos gregalis* (Simon). *Anim. Behav.* 27:157-164
- Foelix R F (1996) *Biology of Spiders*. Oxford University Press, New York
- Halliday, Resnick, and Walker(1997) *Fundamentals of Physics* John Wiley and Sons, Inc.
- Jackson RR(1992) Predator-prey interactions between web-invading jumping spiders and *Argiope appensa*(Araneae, Araneidae), a tropical orb-weaving spider. *J. Zool. Lond.* 228:509-520
- Jackson RR, Wilcox RS (1993) Spider flexibly chooses aggressive mimicry signals for different prey by trial and error. *Behaviour* 127:21-36
- Klärner D, Barth FG (1982) Vibratory signals and prey capture in orb-weaving spiders (*Zygiella x-notata*, *Nephila clavipes*; Araneidae). *J. Comp. Physiol.* 148:445-455
- Kaston, B J(1953) *How to know the spiders*. W.M. C. Brown Company, Dubuque, IOWA
- Landolf MA, Barth FG (1996) Vibrations in the orb web of the spider *Nephila clavipes*: cues for discrimination and orientation, *J. Com. Physiol. A.* 179:493-508
- Naftilan S A (1999) Transmission of vibrations in funnel and sheet spider webs. *International Journal of Biological Macromolecules* 24:289-293
- Rafael L, Rodriguez S, Gamboa E S (2000) Memory of captured prey in three web spiders (Araneae: Araneidae, Linyphiidae, Tetragnathidae) *Anim. Cogn.* 3:91-97
- Robinson M, Mirick H (1971) The predatory behaviour of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Psyche* 78:123-139
- Rypstra AL (1981) The effect of keftoparasitism on prey consumption and web relocation in a Peruvian population of the spider *Nephila clavipes*. *Oikos* 37:179-182

- Suter RB (1978) *Cyclosa turbinata* (Araneae, Araneidae) : Prey discrimination via web-borne vibrations
Behav. Ecol. Sociobiol. 3:283-296
- Masters WM, Markl H(1981) Vibration Signal Transmission in Spider Orb Webs. Science, 213:363-365
- Watanabe T (2000) Web tuning of an orb-web spider, *Octonoba sybotides*, regulates prey-catching
behaviour. Proceedings of The Royal Society of London Series B267,565-569
- Weissmann M, Vollrath F (1999) The effect of leg loss on prey capture in *Nephila clavipes*. Bull Br
Arachnol. Soc. 11:198-203

捌、附圖